

EXTRAIT

DES

ARCHIVES DE BIOLOGIE

PUBLIÉES PAR

MM. Ed. VAN BENEDEN et CH. VAN BAMBEKE

Tome XXII — 1905.

Recherches sur le développement de l'Amphioxus,

PAR

Paul CERFONTAINE,

Chef des travaux de Zoologie et d'Embryologie à l'Université de Liége.

LIÉGE
IMPRIMERIE H. VAILLANT-CARMANNE
Société Anonyme
8, rue St-Adalbert, 8

1906

à Mr le Profr A. Agassiz
hommage respectueux
P. Cerfontaine

Recherches sur le développement de l'Amphioxus,

PAR

PAUL CERFONTAINE,

Chef des travaux de Zoologie et d'Embryologie à l'Université de Liége.

(*Mémoire couronné par l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique, le 16 décembre 1905. Déposé le 31 juillet 1905*) [1].

(PLANCHES XII à XXII.)
(Neuf figures dans le texte).

Introduction.

La troisième question, de Sciences naturelles, énoncée dans les Bulletins de l'Académie Royale de Belgique, — année 1903, nº 3, page 302, — était ainsi conçue:

" *On demande de nouvelles recherches sur le développement* „ *de l'Amphioxus, spécialement sur la segmentation, la ferme-* „ *ture du blastopore, la genèse de la notochorde, du nevraxe et* „ *du mesoblaste. On désire voir élucider la question de savoir* „ *si le chevauchement que l'on observe, chez l'adulte, entre les* „ *organes homodynames de droite et de gauche, est primitif* „ *ou secondaire.* „

La question ainsi posée, envisagée dans sa portée générale, comprendrait toutes les recherches qui pourraient être entreprises sur le développement de l'*Amphioxus*. Cependant, comme

(1) A la séance du 16 décembre 1905, l'Académie a voté, à l'unanimité, l'impression de ce travail dans les mémoires in 4º. Désirant le voir paraître, le plus tôt possible, j'ai accepté, avec empressement, la proposition que m'a faite M. VAN BENEDEN, de l'insérer dans les *Archives de Biologie*.

certains points sont, spécialement, mis en évidence, dans le texte, j'ai pensé que celui qui serait dans les conditions voulues, pour produire un mémoire traitant seulement de ces points spéciaux, pourrait arriver à satisfaire les auteurs de la question de concours de l'Académie.

Dans le but d'arriver à ce résultat, je me suis rendu à la source, où la grande majorité de ceux qui se sont occupés de l'étude de l'organisation ou du développement de *l'Amphioxus*, ont été chercher les matériaux nécessaires. J'ai séjourné successivement à Naples et à Faro, à l'époque où les *Amphioxus* sont à maturité sexuelle, et j'ai pu récolter un riche matériel, notamment pour les jeunes stades de développement, sur lesquels je me proposais de faire des nouvelles recherches.

Je m'occuperai particulièrement des points spéciaux, indiqués dans l'énoncé de la question ; mais, comme une série de travaux importants ont mis en lumière l'importance de l'étude de l'organisation de l'œuf lui-même, dans ses rapports avec la segmentation et avec la suite du développement, j'ai cru devoir commencer par quelques recherches sur l'ovogenèse, la maturation de l'œuf et la fécondation. Cette étude m'a également fourni l'occasion de faire quelques observations intéressantes sur le développement et la constitution définitive de l'ovaire.

Ovaire et organogenèse de l'ovaire.

Si l'on considère la quantité énorme de travaux qui ont été publiés, concernant l'*Amphioxus*, on doit dire que relativement peu d'auteurs se sont occupés de l'étude de l'appareil génital.

Depuis l'apparition du mémoire de Rathke (1), qui a signalé pour la première fois, en 1841, les organes sexuels de l'*Amphioxus*, nous ne trouvons, dans la littérature d'un demi-siècle, qu'un petit nombre de travaux donnant des détails plus ou moins précis sur la disposition et la constitution des glandes sexuelles, signalant les ébauches de ces organes, émettant des hypothèses sur leur origine ou donnant quelques notions superficielles sur leur évolution. Parmi ces publications, on peut citer, dans

l'ordre chronologique de leur apparition, celles de Johannes Müller (2), de Quatrefages (3), Stieda (5), Wilhelm Müller (6), Rolph (8), Langerhans (7), et Schneider (10).

Ce n'est qu'à la suite des travaux de Hatschek (15), sur l'évolution du cœlome, et de Lankester et Willey (20), sur la formation de la cavité péribranchiale, que les recherches, sur l'évolution et la constitution définitive des organes sexuels de l'*Amphioxus*, ont pu prendre un nouvel essor.

Boveri (24) a publié un remarquable mémoire sur les premiers stades de développement des glandes sexuelles. Ensuite ont paru les travaux de Legros (42) de Neidert et Leiber (77) et de Zarnik (85).

Je crois devoir signaler également une publication de Burchardt (54), qui ne s'occupe pas spécialement des organes sexuels de l'*Amphioxus*, mais qui nous donne un index bibliographique, vraiment remarquable, de la littérature, concernant l'*Amphioxus*, de 1774 à 1900.

Les organes sexuels de l'*Amphioxus* adulte, sont excessivement développés et par conséquent très faciles à reconnaître. Ils sont disposés métamériquement à droite et à gauche de la cavité péribranchiale, depuis le 10e jusqu'au 34e, 35e ou 36e segment. Dans chaque série, droite ou gauche, les glandes les plus développées se trouvent vers le milieu de la série, et la dimension va décroissant vers l'avant et vers l'arrière. La constitution anatomique des organes sexuels de l'adulte, est relativement très compliquée, et pour avoir une notion exacte sur leur valeur morphologique, il est absolument nécessaire de prendre en considération les premières phases du développement de ces organes.

C'est le grand mérite de Boveri (24), de nous avoir fait connaître les premiers stades de l'évolution de ces glandes génitales. Il a découvert la première ébauche, chez des larves de cinq millimètres de longueur, sous forme de quelques cellules cuboïdes, siégeant au plancher des somites de la future région

sexuelle, immédiatement en arrière des dissépiments. Cette zone différenciée de l'épithélium mésoblastique, Boveri (24) la désigne sous le nom de *gonotome.* Il en résulte que dans chaque somite de la région sexuelle du corps de l'*Amphioxus* il faut distinguer le *scléro-myotome* et le *gonotome.*

Zarnik (85) a retrouvé les premières cellules germinatives primordiales, occupant la même situation, chez des larves ne mesurant que trois millimètres de longueur, et Hatschek (15) a signalé, dans des larves encore plus jeunes, une *cellule limitante,* remarquable par sa dimension, mais dont il ne précise pas la signification.

A un stade ultérieur, Boveri (24) trouve que l'épithélium mésoblastique a subi la même modification, à la partie inférieure de la face postérieure des dissépiments. Ces cellules mésoblastiques, différenciées, se multiplient ensuite activement, en ces points, et constituent bientôt dans chaque somite un petit amas cellulaire plein, qui, refoulant le dissépiment vers l'avant, va proéminer dans la cavité du somite précédent.

Maintenant, cet amas de cellules germinatives primordiales se pédiculise, et l'on trouve par conséquent dans le segment *n-1,* l'ébauche sexuelle qui a pris naissance dans le segment *n.* Cette ébauche est rattachée, par un pédicule, à la face antérieure du dissépiment qu'elle vient de refouler, pour passer dans le segment *n-1.*

Zarnik (85) a observé, dans certains cas, une disposition très intéressante, que j'avais moi-même déjà trouvée, dans un certain nombre de très jeunes gonades.

L'ébauche proéminait, dans ces cas, dans le segment *n-1,* non pas sous forme d'un amas solide, mais sous forme d'une véritable invagination, la cavité de la jeune ébauche restant en communication avec la cavité du somite *n.*

On peut considérer cette disposition comme primitive, en ce sens que les gonades auraient été, à l'origine, chez des ancêtres hypothétiques de l'*Amphioxus,* des culs-de-sac débouchant dans les segments mêmes où les ébauches prennent naissance. Cette disposition aurait permis la mise en liberté des produits sexuels

mûrs de la glande provenant du segment *n*, dans la cavité de ce même segment *n*.

Si l'on prend en considération, le stade où les gonades de l'*Amphioxus* réalisent cette constitution, il devient possible de faire la comparaison avec des formations que l'on rencontre chez des Invertébrés. Chez les *Polychètes*, où les cellules germinatives se forment dans un grand nombre de segments, on trouve une disposition qui présente la plus grande analogie, et cette analogie devient vraiment frappante, lorsque la formation des cellules germinatives est localisée, chez les *Polychètes*, à la face postérieure des dissépiments.

On peut donc supposer que chez ces ancêtres hypothétiques de l'*Amphioxus*, chez lesquels la séparation du *scléro-myotome* d'avec le *gonotome* ne s'effectuait pas, les produits sexuels pouvaient être éliminés directement, au dehors, par les canalicules urinaires, ceux-ci s'ouvrant à la surface du corps, et non pas dans la cavité péribranchiale, qui, philogénétiquement parlant, est une formation plus récente et une formation toute spéciale pour l'*Amphioxus*.

Il serait du plus haut intérêt, d'avoir des renseignements sur la disposition de l'appareil urinaire et sur le mode d'élimination des produits sexuels, chez ces *Amphioxides*, que Goldschmidt (88 bis) vient de décrire sommairement dans un article du " *Biologisches Centralblatt* „.

D'après cette note préliminaire, les caractères de cette nouvelle famille seraient les suivants : " 2. Familie. Amphioxididae, „ Fam. Nov. *Acranier ohne Peribranchialraum ; linksgelegenem schlitzförmigem Mund ; Kiemenspalten in der ventralen Mittellinie ; Kiemendarm in dorsalem, nutritorischen, und ventralen. respiratorischen, Abschnitt getrennt.* „

Chez l'*Amphioxus* actuel, la disposition des gonades est segmentaire, et, d'une part le fait que dans les parties antérieure et postérieure, de chaque série de glandes, on rencontre des gonades plus ou moins rudimentaires, d'autre part la variation du nombre des paires de gonades — j'ai observé des variations de 25 à 27 et Zarnik (85) fait remarquer que ce nombre peut

descendre à 23, — semblent indiquer que, primitivement, ces organes sexuels étaient probablement répartis sur un plus grand nombre de segments.

Chez certains *Polychètes*, les produits sexuels se développent dans toute la longueur du corps, — *Ampharetidae*, d'après PERRIER (44) page 1601. —

Chez les *Oligochètes*, la formation des produits sexuels est beaucoup plus localisée ; il n'y a, dans la grande majorité des genres, qu'une seule paire d'ovaires ; parfois il existe une seconde paire supplémentaire, (BEDDARD (37)).

On a cependant décrit quelques cas anormaux qui présentent, à ce sujet, un certain intérêt.

WOODWARD (28) a décrit un *Lombric* qui possédait sept paires d'ovaires.

J'ai eu l'occasion, il y a quelques années, de faire une observation analogue chez un *Lombric*.

Cet individu possédait, du côté droit, dix ovaires disposés métamériquement dans dix segments successifs, du 13e au 22e ; du côté gauche, il y avait sept ovaires, dont les six premiers se suivaient régulièrement du 13e au 18e segment, et dont le 7e se trouvait dans le 21e anneau.

Chez ce *Lombric*, il n'y avait, comme chez les individus normaux, qu'une seule paire d'oviductes. Ceux-ci passaient, comme c'est le cas normalement, à travers le dissépiment 13-14, et s'ouvraient, à l'extérieur, à la face ventrale du 14e segment. Dans les anneaux suivants il n'y avait pas trace d'oviductes, et il est donc éminemment probable, que si les œufs devaient arriver à maturité, dans les ovaires supplémentaires, ces œufs auraient été éliminés par les organes segmentaires.

Cette disposition anormale, chez le *Lombric*, est certainement intéressante, et comme elle doit évidemment rappeler une disposition encestrale, j'ai cru pouvoir profiter de l'occasion qui se présente ici, pour rendre compte de cette observation.

Chez l' *Amphioxus*, l'élimination des produits sexuels se fait à travers l'épithélium du gonocèle, la paroi péribranchiale, la cavité péribranchiale, et le pore abdominal.

Ce mode d'élimination s'est établi, sans aucun doute, secondairement et cela probablement, à la suite :

1° de la subdivision précoce des protosomites en *épisome* et *hyposome*;

2° du passage de l'ébauche sexuelle du segment *n* dans le segment *n-1* ;

3° de la formation de la cavité péribranchiale.

La comparaison des jeunes gonades de l'*Amphioxus* avec l'appareil génito-urinaire des Vertébrés a conduit également à des conclusions intéressantes.

Boveri (24bis) considère la cavité péribranchiale de l'*Amphioxus*, comme l'homologue du canal du pronéphros des Craniotes et il conclut également à l'homologie des chambres génitales de l'*Amphioxus*, et des canalicules du mésonéphros. Zarnik (85) a apporté, dans son récent mémoire, quelques arguments en faveur de cette théorie.

Tenant compte des études de Rückert (16) et de Van Wyhe (19) sur le gono-néphrotome des Sélaciens, Boveri (24bis) arrive à démontrer que ce gono-néphrotome correspond, par sa situation, à la chambre génitale de l'*Amphioxus*. L'une ou l'autre formation correspond à la partie la plus inférieure du mésoblaste segmenté.

Beard (65), et notamment Woods (71), ont démontré récemment, le premier, chez *Raja Batis* le second, chez *Acanthias*, que les cellules germinatives apparaissent dans le mésoblaste segmenté, d'où elles émigrent ultérieurement. Les cellules germinatives occupant donc, secondairement, dans le cours du développement, une situation différente, la seule partie du gononéphrotome, qui conserve sa position primitive, est celle qui donne naissance aux canalicules du mésonéphros et ceux-ci deviennent les homologues des chambres génitales de l'*Amphioxus*.

Bien que des objections aient été faites à cette conception de *Boveri* (24bis), Zarnik (85) croit cependant devoir se rallier aux conclusions de son maître, et il apporte à l'appui de cette manière de voir, de nouveaux et importants arguments, qu'il

trouve d'une part dans le mode de vascularisation des gonades, et d'autre part dans ce fait curieux, que de véritables produits de sécrétion sont élaborés par les glandes génitales de l'*Amphioxus*.

Il montre que la disposition du système veineux dans les gonades de l'*Amphioxus* est la même que dans le mésonéphros des Craniotes et spécialement des Sélaciens. Il trouve dans le testicule de l'*Amphioxus* une région bien spécialisée produisant des concrétions jaunâtres, et il décrit dans l'ovaire des formations semblables, signalées déjà par NEIDERT et LEIBER (77) ; dans l'un et l'autre sexe, ces concrétions renferment des urates.

Il résulte de cet exposé que la disposition réalisée, primitivement, dans les ébauches sexuelles de l'Amphioxus, permet des rapprochements d'une part avec des dispositions connues chez des Invertébrés, et d'autre part avec l'ébauche uro-génitale des Vertébrés.

Reprenons maintenant la suite du développement, pour arriver à la disposition réalisée dans l'ovaire de l'adulte.

Au dernier stade décrit par BOVERI (24), la première ébauche de la glande sexuelle, provenant du segment *n*, se trouve dans le segment *n-1*, sous forme d'une petite sphère creuse recouverte par l'épithélium plat du somite *n-1*, rattachée par un pédicule au dissépiment qui sépare les segments *n* et *n-1*.

BOVERI (24) fait aussi remarquer qu'à ce stade, (larves de 16 millimètres), la chambre génitale (*Genitalkammer*) est complètement séparée, par une cloison, du reste de l'*épisome*, c'est-à-dire du *scléro-myotome*.

Que devient le pédicule ?

LEGROS (42), sans donner de plus amples détails, dit : " par „ un mécanisme que nous n'exposerons pas ici, le hile de la „ glande subit un léger déplacement, tel, qu'il passe de la „ paroi postérieure à la paroi interne du sac génital.„

BURCHARDT (54) écrit à la page 769, : " Es ist nicht richtig, „ wenn LEGROS die Keimdrüse nur an ihrer inneren, atrialen

„ Seite, dort wo ihre Sammelvene in die Lateralvene übertritt, „ fixiert sein lässt. Der hintere Stiel lässt sich an geschlechtsreifen sowohl wie noch unreifen Tieren erkennen. „

Je ne m'explique pas plus que Neidert et Leiber (77), ce que Burchardt (54) a pu confondre avec le reste de ce pédicule postérieur.

Dans une série de coupes, admirablement conservées, d'un individu chez lequel les vaisseaux sanguins étaient bien visibles et remplis de sang, j'ai pu me convaincre, avec la plus grande évidence, de ce que les gonades, chez des *Amphioxus* jeunes, ne sont plus rattachées à la paroi de la chambre génitale que du côté interne, au niveau de la communication des vaisseaux avec la veine cardinale.

Burchardt (54) fait pénétrer dans les glandes génitales, à travers ce pédicule, d'après lui persistant, les " *Arteriae metamericae parietales inferiores* ; je n'ai pas trouvé trace de ces vaisseaux, et pour cause, puisque je n'ai pas retrouvé le pédicule.

D'après Neidert et Leiber (77), le pédicule s'atrophie complètement dans des larves dépassant 13 millimètres de longueur, et l'ébauche sexuelle provenant du segment *n* devient libre dans le segment *n-1*.

Ce ne serait qu'ultérieurement que cette ébauche se mettrait de nouveau en rapport avec la paroi de la chambre génitale, au moment où la veine cardinale envoie une ramification dans la jeune glande sexuelle.

Zarnik (85) explique, d'une façon différente, le changement de position du point d'attache, de la gonade, à la paroi de la chambre génitale. Pour cet auteur, la gonade ne devient libre à aucun moment du développement ; mais après avoir proéminé dans le segment *n-1*, l'amas de cellules germinatives primordiales, provenant du segment *n*, glisse, pour ainsi dire, sur la paroi interne du somite *n-1*. De cette façon, l'ébauche ne posséderait jamais un pédicule proprement dit, la rattachant à la face antérieure du dissépiment, (pp. 258-259).

Ce pédicule est certainement très net, dans les figures 9 et 11 de Boveri (24), et je l'ai, moi-même, trouvé trop apparent, dans

un grand nombre de gonades de ce stade, pour pouvoir admettre que les choses se passent, généralement, conformément à la description de ZARNIK (85). Il y a probablement de légères variantes dans la netteté relative du pédicule ; celui-ci peut être plus ou moins large, et, suivant le cas, l'amas de cellules sera tantôt plus, tantôt moins nettement séparé de la paroi de la future chambre génitale.

Quoiqu'il en soit, la jeune gonade ne devient jamais libre, et je pense que, ce qui doit jouer un grand rôle dans le changement d'orientation du point d'attache, c'est le développement inégal en surface. de la paroi de la chambre génitale. C'est à ce moment, qu'apparaît la cloison qui doit subdiviser l'*épisome* en *scléro-myotome* et *gonotome* (*Scheidewand* de BOVERI (24).).

Le gonotome sera d'abord une cavité très réduite, presque complètement remplie par la jeune gonade; immédiatement après, cette cavité prend, rapidement, un grand développement, et je pense que c'est dans cette extension que l'on peut trouver l'explication du changement de position, du point d'attache de la gonade.

Il existe maintenant un vaisseau sanguin, qui court longitudinalement sous l'épithélium péribranchial, à la hauteur des jeunes gonades. C'est ce vaisseau que JOH. MÜLLER (2) a le premier signalé, sans en reconnaître la nature, quand il a décrit les jeunes ébauches sexuelles comme ayant une analogie d'aspect avec une chaîne ganglionnaire. Ce vaisseau, désigné par les auteurs sous le nom de *vaisseau de* MÜLLER ou de *veine cardinale*, envoie maintenant une ramification dans chaque jeune gonade.

LEGROS (42 et 67), NEIDERT et LEIBER (77) et ZARNIK (86) ont longuement décrit et discuté la vascularisation des glandes génitales de l'*Amphioxus*. Je ne me suis pas occupé spécialement de cette question et je n'ai pas à entrer ici dans des détails.

Je me propose d'exposer maintenant, rapidement, comment, chez la femelle, la jeune gonade va se transformer en un organe en apparence si compliqué que l'ovaire de l'adulte.

Au stade où la veine cardinale envoie une ramification dans la jeune gonade, celle-ci est constituée par une sphère cellu-

laire creuse, enveloppée par l'épithélium mésoblastique du gonotome, et rattachée à la paroi médiale de ce dernier, au niveau de la veine cardinale. Le gonotome est, à ce moment, séparé du scléro-myotome.

Les différentes images que j'ai eues sous les yeux pendant cette étude, des différents stades de l'évolution de l'ovaire, me permettent de me rallier complètement à l'exposé de ZARNIK (85).

La jeune gonade s'allonge dans la direction de la face ventrale, et de sphérique qu'elle était, elle devient pyriforme. Elle proémine dans le gonotome comme un viscère dans une cavité séreuse, et dans le revêtement mésoblastique nous aurons à distinguer un feuillet pariétal et un feuillet viscéral ; ce dernier enveloppe entièrement la gonade et se continue dans le feuillet pariétal sur le pourtour du point de fixation du jeune ovaire. Sous le feuillet viscéral on trouve une couche continue de grandes cellules, puis une série de cellules plus petites, au contact immédiat de la cavité centrale ; cette cavité a été désignée par ZARNIK (85) sous le nom de *cavité germinative primitive* (primäre Keimhöhle). Voir schéma A, fig. 1.

A un stade ultérieur, les petites cellules qui se trouvent au contact de la cavité s'aplatissent et se touchent par leurs bords, elles donnent naissance, concurremment, je pense, avec une partie des grandes cellules externes, à un épithélium plat, circonscrivant la cavité germinative primitive (voir schémas A et B).

A ce moment la couche de grandes cellules est interrompue du côté externe de la jeune gonade, mais elle persiste du côté interne. sur la face dirigée vers la cavité péribranchiale. Cette couche de grandes cellules constitue *l'épithélium germinatif définitif.*



FIG. 1. — Schéma A.

L'ébauche s'étend de plus en plus vers la face ventrale de la larve, et bientôt apparaît entre la partie inférieure de l'organe et le feuillet pariétal-médial du gonotome, une fente, au sommet de laquelle le feuillet pariétal se replie dans le feuillet viscéral.



Fig. 2. — Schéma B.

Dans l'étendue comprise entre le sommet de cette fente et la partie supérieure de l'ébauche génitale, celle-ci est accollée à l'épithélium péribranchial ([1]) et c'est dans cette zone d'accollement qu'on trouve, sur une coupe transversale, entre l'épithélium germinatif et l'épithélium plat qui tapisse la cavité péribranchiale, la section de la veine cardinale. Avec Zarnik (85) nous désignerons l'épithélium, délimitant la cavité germinative primitive, sous le nom d'*épithélium folliculaire*. Voir schéma B, fig. 2.

Ultérieurement, la partie ventrale de la gonade s'incurve, de manière à devenir concave du côté interne, convexe du côté externe ; il en résulte que la fente qui séparait cette partie ventrale, de la partie interne du feuillet pariétal du gonotome, se transforme en une cavité en forme de cupule (*cupulahöhle* de Zarnik (85)). C'est à cette cavité que Zarnik (85) donne le nom de *cavité germinative secondaire* (secundäre Keimhöhle).

Dans les stades ultérieurs, cette cavité s'étend en avant et en arrière, puis en haut, de telle sorte, que la cupule par extension progressive, se transforme en une cavité en forme de fer à cheval, entourant, par sa concavité, le pédicule par lequel la

([1]) Je fais abstraction, ici comme plus haut, dans la paroi de la jeune gonade, de la lame fondamentale.

gonade reste attachée à la paroi péribranchiale, et à travers lequel pénètrent dans la gonade, des branches vasculaires qui deviennent maintenant plus nombreuses.

Plus tard, la branche antérieure de la cavité en forme de fer à cheval s'étend vers l'arrière, la branche postérieure vers l'avant, et finalement la cavité devient circulaire, entourant, complètement, le pédicule ou hile de la gonade.

Au dessus et en dessous du hile, vis-à-vis de la *cavité germinative secondaire*, se développent aux dépens du feuillet pariétal du mésoblaste, deux formations désignées sous le nom de *cicatrices*, — (*Narben*, des anteurs allemands).

A ce moment, toutes les parties de l'ovaire adulte sont reconnaissables. Voir schéma C, fig. 3.

Telle est l'évolution de l'ovaire de l'*Amphioxus*, d'après les recherches de ZARNIK (85) et d'après mes propres observations.

NEIDERT et LEIBER (77) ont exposé le développement de l'ovaire d'une façon très différente ; d'après ces auteurs la cavité en forme de cupule, prendrait naissance par résorption de la paroi médiale de la vésicule ovarienne primitive ; d'où il résulterait :

1° que l'épithélium germinatif définitif se développerait aux dépens de la paroi externe de la vésicule ovarienne primitive ;

2° que la cavité de la cupule serait le reste de la cavité ovarienne primitive, c'est-à-dire de la *primäre Keimhöhle* de ZARNIK (85) ;

3° que le feuillet viscéral du mésoblaste n'existerait plus au fond de la cupule.

D'après ces auteurs, la cavité qui, dans la description ci-dessus, est délimitée par l'épithélium folliculaire, serait une cavité, de nouvelle formation, qui prendrait naissance, par des processus histologiques compliqués, entre l'épithélium germinatif et le feuillet viscéral du mésoblaste, dans l'épaisseur de la paroi externe de la vésicule ovarienne primitive. Cette cavité de nouvelle formation, ils la désignent sous le nom de *Perigonialhöhle*, tandis qu'ils donnent le nom de *Gonocöl*, à la cavité de la cupule.

La constitution de l'ovaire définitif, telle qu'elle résulterait de cet exposé de NEIDERT et LEIBER (77), fournirait, à la coupe transversale, des images tout à fait analogues à celles que l'on obtient d'après l'exposé ci-dessus, avec cette différence seulement, que le feuillet viscéral du mésoblaste ne tapisserait pas le fond de la cupule. Mais au point de vue de l'interprétation de la valeur morphologique des différentes parties, la différence est considérable, et il s'est produit une regrettable confusion, dans les noms qu'on a donnés aux différentes parties de l'ovaire définitif.

LEGROS (42) n'a pas eu, sous les yeux, un grand nombre de stades intermédiaires entre la phase qu'il représente par la figure 2, de sa planche, et la dernière phase décrite par BOVERI (24).

Cette figure de LEGROS (42), se rapporte à un stade déjà plus avancé que celui auquel nous nous sommes arrêtés dans l'exposé ci-dessus.

LEGROS (42) appelle la cavité de la cupule, *cavité ovarienne*, et il désigne la cavité du gonotome, sous le nom de *gonocèle*. Il ne parle pas de la cavité délimitée par l'épithélium folliculaire. — *Perigonialhöhle*, NEIDERT et LEIBER (77), *Primäre Keimhöhle*. ZARNIK (85).

Dans un mémoire ultérieur, traitant de l'appareil vasculaire, LEGROS (67) substitue au mot : *Gonocèle*, celui de *Cœlome périgonadial*.

Si nous prenons en considération les différentes parties de l'ovaire, que nous trouvons représentées dans le schéma C, nous pourrons indiquer, dans un tableau, les noms qui ont été employés par les auteurs récents, et ceux que nous proposons de conserver ou d'adopter.

Dans une première colonne se trouvent les noms employés par LEGROS (42) et (67), dans la seconde, ceux de NEIDERT et LEIBER (77), dans une troisième, ceux de ZARNIK (85) et enfin, dans une quatrième colonne, sont indiqués les noms que nous proposons d'adopter, pour désigner les différentes parties de l'ovaire d'*Amphioxus*. Voir schéma C, fig. 3.

	I. LEGROS (42) et (67).	II. NEIDERT et LEIBER (77).	III. ZARNIK (85).	IV.
1.	Epithélium péribranchial.	Peribranchialepithel.	Atrialepithel.	Epithélium péribranchial.
2.	Feuillet séreux pariétal.	Parietales Epithel, der Genitalkammer.	Parietalesblatt des Genitalkammerepithels.	Feuillet pariétal du gonocèle.
3.	Gonocèle *et* Cœlome périgonadial.	Genitalkammer.	Genitalkammer.	Gonocèle
4.	Feuillet séreux viscéral.	Aüsseres Blatt der Gonadenhülle.	Visceralesblatt des Genitalkammerepithels.	Feuillet viscéral du gonocèle.
5.	?	Inneres Blatt der Gonadenhülle.	Lateralportion des Keimepithels.	Portion externe de l'épithélium folliculaire.
6.	Paroi folliculeuse épithéliale.	Follikelepithel.	Follikelepithel.	Epithélium folliculaire proprement dit.
7.	?	Perigonialraum *et* Perigonialhöhle.	Primäre Keimhöhle et Perigonialhöhle.	Cavité ovarienne primitive.
8.	Epithélium germinatif.	Keimepithel.	Cupularportion des Keimepithels.	Epithélium germinatif définitif.
9.	?	?	Visceralesblatt des Genitalkammerepithels.	Feuillet viscéral du gonocèle.
10.	zones de soudure des deux feuillets séreux.	Untere Narbe.	Untere Narbe.	Cicatrice inférieure.
10'.		Obere Narbe.	Obere Narbe.	Cicatrice supérieure.
11.	Cavité de la cupule.	Gonocöl.	Secundäre Keimhöhle	Cavité ovarienne secondaire.
12.	Vaisseau de Müller *et* Veine cardinale.	Längsgefäss.	Vena cardinalis.	Veine cardinale.

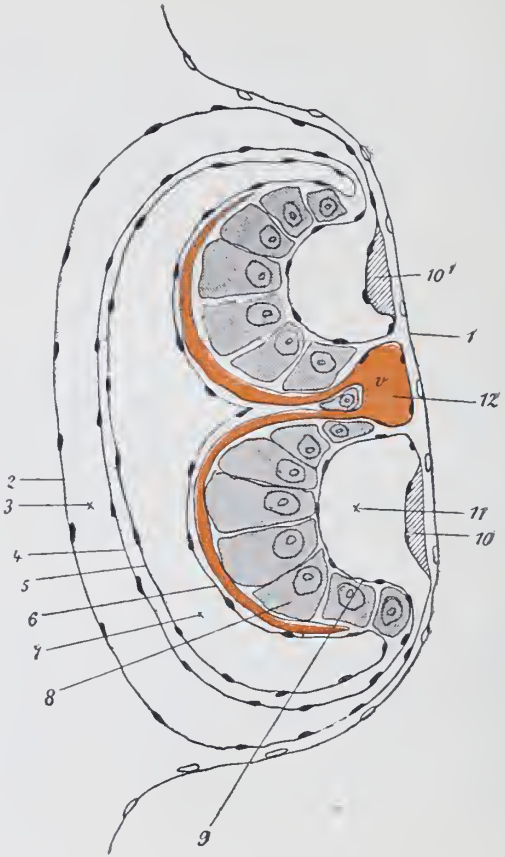


Fig 3 — Schéma C.

Pour la compréhension des stades ultérieurs, je renverrai à la figure 1, de notre planche XII, représentant une coupe transversale, demi-schématique, passant au niveau du hile de l'ovaire adulte.

La glande génitale devient plus volumineuse, à cause de la multiplication des oogonies et de l'accroissement des oocytes. L'épithélium germinatif se plisse et la cavité ovarienne secondaire devient, par ce fait, très irrégulière. Cette cavité, *qui n'est, en somme, qu'une portion du gonocèle*, et que l'on pourrait aussi bien appeler : cavité d'incubation, ou de maturation, reste

tapissée, dans toute son étendue, par une partie du feuillet viscéral du gonocèle. C'est au contact de cet épithélium gonocélien que l'on trouve, chez l'adulte, des cellules indifférentes, des oogonies, ou de petits oocytes, tandis que les oocytes les plus volumineux se trouvent tous au contact de l'épithélium folliculaire, qui leur constitue, à chacun, un revêtement de cellules plates.

Tous ces grands oocytes sont orientés de façon à diriger leur pôle animal vers la cavité ovarienne secondaire ; les veines ovariennes se trouvent situées, dans l'ovaire adulte, entre les gros oocytes et la couche de petites cellules qui existe au voisinage de la cavité ovarienne secondaire. - Fig. 1. Planche XII.

Par suite de l'augmentation de volume de l'ovaire, à la suite de l'accroissement des oocytes, et du plissement de l'épithélium germinatif, celui-ci refoule les différentes enveloppes épithéliales qui se trouvent situées plus en dehors, et il en résulte, que la cavité ovarienne primitive et le gonocèle se réduisent à des fentes, pour ainsi dire, virtuelles.

D'autre part, l'augmentation de volume de l'ovaire fait que la glande s'étend vers le haut et vers le bas, de façon à refouler l'épithélium péribranchial ; d'où résulte l'apparition, au dessus et en dessous, d'une fente tapissée par un repli de l'épithélium péribranchial. Cette fente est plus développée du côté ventral que du côté dorsal — Fig. 1. Planche XII.

Le stade, où la cavité ovarienne secondaire n'est encore indiquée que ventralement, a été désigné par les auteurs sous le nom de " *Cupulastadium* „.

Pour désigner la phase à laquelle cette cavité s'est étendue vers la face dorsale, en avant et en arrière du hile, on a créé le nom de " *Hufeisenstadium* „.

En suivant l'exemple de mes prédécesseurs sur ce terrain des comparaisons, je pourrais faire remarquer l'analogie qui existe entre la forme de l'ovaire, au moment où la cavité ovarienne secondaire est devenue circulaire, et la forme d'un champignon, dans lequel existerait une cavité, en fente, au voisinage de la surface externe du chapeau. Ce champignon, proéminent dans

le gonocèle, serait fixé, par son pédicule, du côté de la cavité péribranchiale — voir le schéma C. —

J'ai songé aussi, que l'image qui nous représente, en coupe transversale, ce stade de l'évolution de l'ovaire, n'est pas sans analogie avec la coupe longitudinale, médiane, d'une jeune méduse ; celle-ci serait fixée, par l'extrémité du manubrium, sur la face interne du gonocèle.

Dans cette méduse, les couches endodermiques de l'exombrelle et du sub-ombrelle ne seraient pas soudées — comme c'est le cas avant la constitution des canaux radiés. —

La disposition de l'ectoderme de la méduse, nous serait fidèlement représentée par le feuillet viscéral du gonocèle : la partie de ce feuillet qui revêt extérieurement la gonade, correspond à l'ectoderme de la paroi exombrellaire, celle qui se trouve du côté de la cavité ovarienne secondaire répond à l'ectoderme sub-ombrellaire et celle qui recouvre le pédicule représente l'ectoderme du manubrium. On pourrait dire aussi, que l'épithélium folliculaire correspond aux feuillets endodermiques de l'exombrelle et du sub-ombrelle, et comparer la lame fondamentale qui, dans l'ovaire, existe entre le feuillet viscéral et l'épithélium folliculaire, en dehors de la cavité ovarienne primitive, à la mésoglée ou au disque gélatineux de la méduse.

On voit qu'on peut pousser la comparaison assez loin ; mais il est évident qu'il ne s'agit absolument que d'une analogie, plus ou moins grande, dans la disposition des couches. Je dirai donc que nous avons ici le " *stade médusiforme* „ comme on a dit : " *stade en forme de cupule* „ et " *stade en forme de fer à cheval* „.

Mon but, dans cette étude de l'ovaire, était d'arriver à faire comprendre la disposition et la valeur morphologique des différentes parties de l'ovaire de l'*Amphioxus* adulte.

Par l'exposé ci-dessus, par l'examen du schéma C, et de la figure 1 de la planche XII, il devient aisé de s'expliquer les images, d'aspect souvent très compliqué, que nous fournissent les coupes microscopiques.

Dans cette étude je ne me suis pas occupé, spécialement, des

caractères histologiques des différentes parties de l'ovaire. Je crois cependant devoir mentionner les particularités suivantes :

1° Sur le pourtour des veines cardinales et des veines ovariennes, on trouve des noyaux, de cellules plates, qui indiquent que ces vaisseaux ont une paroi endothéliale. Des noyaux semblables ont été signalés et figurés par NEIDERT et LEIBER (77), notamment dans leur figure 13, planche XVI, et par LEGROS (42) — figures 2, 4, et 5 —.

J'ajouterai, que, dans des ovaires relativement jeunes, aux stades où l'épithélium germinatif commence à se plisser, on trouve au contact et au voisinage des branches vasculaires qui s'engagent dans l'ébauche ovarienne, une quantité de petits noyaux tellement considérable qu'on a l'impression d'avoir, sous les yeux, un véritable tissu conjonctif.

Il est vraiment étonnant, que ZARNIK (86) considère ces vaisseaux, aussi bien la veine cardinale que les veines ovariennes, comme étant simplement des espaces, sans revêtement endothélial, creusés dans la lame fondamentale. Dans son mémoire sur le système veineux de l'*Amphioxus*, il écrit à la page 628, :

" Das Venensystem von Amphioxus entbehrt eines jeden
„ " Endothels „. Weder in der Kardinalvene, noch im Ductus
„ Cuvieri, noch in der Vena subintestinalis, oder im Sinus
„ venosus kommt ein Endothel vor. „

Dans son mémoire sur les organes sexuels, ZARNIK (85) fait la même déclaration.

Il m'est arrivé souvent de trouver, au pourtour de la veine cardinale, des noyaux de cellules endothéliales, en dedans de la lamelle fondamentale et, dans ces cas, le doute n'est pas possible. C'est également le cas dans la figure 13, planche XVI, de NEIDERT et LEIBER (77).

2° un autre fait intéressant que j'avais constaté et figuré, il y a plus de deux ans déjà, et qui a été découvert également par ZARNIK (85), c'est l'existence d'éléments, très probablement de nature musculaire, dans les enveloppes ovariennes.

Les figures 2, *a*, *b*, et 3, de la planche XII nous montrent

l'aspect que présentent ces éléments, dans des objets traités par la méthode de Heidenhain, à l'hématoxyline ferrique.

Dans la figure 2, *a* et *b*, il s'agit d'une coupe transversale, passant normalement à la surface de ces enveloppes. En *a*, la partie figurée, représente le feuillet viscéral du gonocèle, accollé à la portion externe de l'épithélium folliculaire. Dans cette coupe, les éléments musculaires sont, en général, coupés longitudinalement dans le premier de ces feuillets, transversalement, au contraire, dans le second.

Dans la figure 2, *b*, nous trouvons, en outre, la coupe du feuillet pariétal du gonocèle, accollé à l'épithélium péribranchial ; cette partie de la coupe se trouvait au niveau de la partie ventrale de l'ovaire, au contact de la fente, délimitée par l'épithélium péribranchial refoulé pendant l'accroissement de l'ovaire. On trouve également des éléments musculaires dans le feuillet pariétal du gonocèle.

La figure 3, planche XII, représente une coupe parallèle à la surface de l'ovaire ; dans l'épaisseur de la coupe on trouve deux systèmes d'éléments musculaires, s'entrecroisant en général en angle droit ; ce sont les éléments musculaires renfermés, d'une part dans le feuillet viscéral du gonocèle et d'autre part dans la portion externe de l'épithélium folliculaire.

Zarnik (85) a décrit (pages 302-303), des éléments musculaires dans le testicule. Dans l'ovaire, il signale aussi leur présence dans les deux feuillets représentés dans ma figure 2, et dans sa figure 36, *a*, *b*. Il ne fait pas mention d'éléments musculaires dans le feuillet pariétal du gonocèle.

Zarnik (85), en parlant de la ponte, ou plus exactement du passage des œufs dans la cavité péribranchiale, discute la question de savoir, quels sont les facteurs qui provoquent ce passage.

Il arrive à la conclusion, que les éléments musculaires des enveloppes ovariennes *(Perigonialhülle-Muskelfasern)* ne jouent aucun rôle dans ce phénomène, et il pense, au contraire, que les muscles de la paroi du corps jouent un rôle actif, pour faire passer les œufs dans la cavité péribranchiale.

Je suis parfaitement d'accord avec l'auteur, en ce sens que la paroi du corps joue un rôle au moment de la ponte, et que

les muscles des enveloppes ovariennes n'interviennent pas au moment du passage des œufs dans la cavité péribranchiale.

Les œufs se trouvent, avant la ponte, dans la cavité ovarienne secondaire ; la paroi ovarienne, flétrie et plissée, se trouve en ce moment, en dehors de la masse des œufs destinés à être pondus ; elle est généralement accollée aux restes de l'épithélium germinatif, et du feuillet viscéral qui se trouvait au contact de la cavité ovarienne secondaire, avant le passage des œufs dans cette dernière cavité. Dans ces conditions, on comprend aisément que la contraction des éléments musculaires, des enveloppes ovariennes, n'aurait plus d'action sur la masse des œufs ; l'effet de leur contraction ne pourrait plus être que de plisser d'avantage les enveloppes ovariennes. Il en résulte qu'au moment de la ponte, ces éléments musculaires ne peuvent plus fonctionner utilement.

Je pense, au contraire, devoir attribuer un rôle actif à ces mêmes éléments, au moment où les œufs passent dans la cavité ovarienne secondaire.

D'après la disposition des enveloppes ovariennes, à ce moment, il est évident que leur contraction aura pour effet d'exercer une pression sur les oocytes et cette contraction tendra à produire des déchirures du feuillet viscéral du gonocèle.

D'après ce que nous allons voir, je pense devoir admettre, que cette pression facilitera le fonctionnement de ce que je vais décrire sous le nom de *cicatricules*.

3° J'ai rencontré, dans une autre partie de l'ovaire, des élements que je crois également devoir considérer comme étant de nature musculaire. Ils se trouvent dans le feuillet viscéral du gonocèle, du côté de la cavité ovarienne secondaire, et ils affectent une disposition très curieuse.

Les figures 1 *a* et 1 *b*, nous permettront de nous rendre compte de cette disposition. En 1 *a*, nous avons affaire à une coupe parallèle à la surface du feuillet en question, et la figure nous représente la partie qui correspond au pôle animal d'un oocyte. Nous trouvons vis-à-vis de l'oocyte dans l'épaisseur du feuillet viscéral du gonocèle, un certain nombre d'éléments

affectant une disposition plus ou moins radiaire ; l'aspect de ces éléments est tellement analogue à celui des éléments que nous avons signalés plus haut, que je ne puis m'empêcher de les considérer également, comme étant de nature musculaire.

En 1 *b*, la coupe intéresse, un peu obliquement, le pôle animal d'un oocyte, mais ici, la coupe est presque normale à la surface du feuillet viscéral du gonocèle. Nous retrouvons ici des éléments disposés radiairement vis-à-vis du pôle animal de l'oocyte et situés au contact du feuillet viscéral qui tapisse la cavité ovarienne secondaire.

On sait que les oocytes, arrivés à la fin de la période d'accroissement, deviennent libres et passent dans la cavité ovarienne secondaire, quelque temps avant la ponte proprement dite. Il faut donc que ces oocytes passent à travers le feuillet viscéral et, pour cela, il est nécessaire qu'il se creuse dans ce feuillet, autant de petits orifices éphémères qu'il y a d'ovules en voie de passer dans la cavité ovarienne secondaire.

Etant donné que l'on trouve, en chacun de ces points, un certain nombre d'éléments paraissant être de nature musculaire, présentant cette disposition radiaire, je crois pouvoir admettre que ces éléments jouent un rôle dans la production de ces petits orifices et je propose pour ces petites régions spéciales le nom de *cicatricules*, en réservant le nom de *cicatrices* pour d'autres formations, connues depuis assez longtemps et désignées par les auteurs allemands sous le nom de "*Narben*".

Ces cicatrices sont des organes qui se développent dans le feuillet pariétal du gonocèle, au contact de l'épithélium péribranchial, immédiatement en dessous et au dessus du hile de l'ovaire. Ces organes jouent un rôle, au moment de la ponte, en permettant aux oocytes de second ordre de passer de la cavité ovarienne secondaire dans la cavité péribranchiale.

Au moment de la ponte proprement dite, les muscles de la paroi du corps peuvent utilement intervenir pour faciliter, par leurs contractions, le passage des oocytes dans la cavité péribranchiale et secondairement à l'extérieur par le pore abdominal.

Ovogenèse

Jusqu'à la fin de la période d'accroissement.

Dans ces dernières années, un nombre considérable d'auteurs se sont occupés de l'étude des transformations que subissent les noyaux des éléments sexuels, pendant la période d'accroissement. Depuis que MOORE (38) a attiré l'attention sur un stade particulier, auquel il a donné le nom de " *Synapsis* „ ce stade a été retrouvé dans l'évolution des éléments sexuels, mâles et femelles, non seulement chez les animaux les plus divers, mais aussi chez un assez grand nombre de plantes. Parmi ces travaux, pour ne mentionner que les principaux, on peut citer ceux de MONTGOMERY (52, 64), VON WINIWARTER (59), GIARDINA (66), SUTTON (70), DE SINETY (61), JANSSENS (62), SCHOENFELD (69), BONNEVIE (87), MARÉCHAL (82), GRÉGOIRE (81), BERGHS (79) et SCHREINER (83 et 89).

Je n'ai nullement été surpris, de voir que, chez l'*Amphioxus*, on trouve également, pendant la période d'accroissement des oocytes de premier ordre, des aspects très variés dans la disposition de la chromatine des noyaux.

Je n'ai pas voulu m'adonner à une étude approfondie de ces métamorphoses nucléaires, parce que j'aurais risqué fort d'y devoir consacrer un temps trop considérable ; mais il m'a été facile de constater, par exemple, que le stade si caractéristique du *Synapsis*, existe aussi bien dans l'ovaire que dans le testicule de l'*Amphioxus*.

Ce qui est intéressant à faire remarquer, c'est que l'on pourrait étudier ces phénomènes — du moins en ce qui concerne les oocytes — d'une part en utilisant des larves d'*Amphioxus*, à différents états de développement, en suivant l'évolution progressive de la glande génitale en voie de développement, d'autre part en faisant des observations sur des *Amphioxus* adultes, fixés à différents moments après la ponte.

En effet, immédiatement après la ponte, il se produit dans l'ovaire de l'*Amphioxus*, aux dépens de cellules, restées précédemment indifférentes, une multiplication cellulaire abondante,

une nouvelle génération d'oogonies et d'oocytes de premier ordre. On pourrait indifféremment utiliser, pour cette étude, des larves d'*Amphioxus* ou des adultes ayant pondu.

Malgré que je n'aie pu consacrer beaucoup de temps à l'étude de cette partie de l'ovogenèse, j'ai cru cependant devoir représenter un certain nombre de ces noyaux, choisis les uns dans des ovaires de larves, les autres dans des ovaires de femelles ayant pondu — Figures 10, 11, 12, Planche XII.

La figure 10, planche XII, représente une partie du reste de l'épithélium germinatif, d'une femelle fixée le soir même du jour où elle avait pondu.

Au voisinage d'une veine ovarienne, on trouve un certain nombre de noyaux indifférents, puis un noyau volumineux et puis une mitose qui indique la multiplication des oogonies.

Les différents noyaux représentés dans la figure 12, de *1 à 16*, ont tous été dessinés au même grossissement ; par l'ordre des chiffres, je n'ai pas la prétention d'avoir indiqué l'ordre évolutif des noyaux. D'après la dimension des croquis *1 à 6,* on peut dire, me semble-t-il, que ces noyaux appartiennent aux stades les plus jeunes : cellules indifférentes ou oogonies. Le cinquième représente une plaque équatoriale, vue suivant la ligne des pôles et dans cette plaque j'ai pu compter 24 chromosomes. Je n'ai pas cherché à déterminer où devraient être placés dans la sériation les noyaux représentés par les croquis *7* à *11.* Quant aux numéros *12, 13, 14* et *15,* ils nous représentent certainement le *Synapsis* ou des stades très voisins.

Le croquis 16 nous montre un noyau *diplotène,* si nous employons la terminologie adoptée par von Winiwarter (59), qui a publié le premier mémoire important sur ces phénomènes compliqués — du moins en ce qui concerne les Mammifères.

Dans la figure *11, a* et *b*, nous avons affaire à de jeunes oocytes dans lesquels la vésicule germinative tend déjà à prendre les caractères qu'elle conservera jusqu'à la fin de la période d'accroissement.

Dans le n° du 30 mai de l'*Anatomischer Anzeiger*, J. Maréchal, vient de signaler, dans un P. S. — p. 651 — quelques

stades de maturation chez l'*Amphioxus*, et l'auteur donne des figures dans le texte — (88 TER).

Jusqu'ici les oocytes sont encore de volume très réduit, et le diamètre de la vésicule germinative mesure plus de la moitié de celui de l'oocyte. A partir de ce moment c'est le corps cellulaire qui va, proportionnellement, gagner beaucoup plus en volume.

Nous allons étudier maintenant les différenciations qui vont se produire dans les oocytes, jusqu'à la fin de la période d'accroissement.

Les oocytes qui s'accroissent, sont ceux qui se trouvent au contact de l'épithélium folliculaire. J'ai pu constater parfois à la périphérie de ces ovules, entr'eux et l'épithélium folliculaire, la présence d'espaces remplis de sang ; mais je dois dire que je n'ai jamais rencontré, dans mes préparations, une lacune continue. ("*Blutmantel*„) s'étendant partout, à la face interne de l'épithélium folliculaire, et enveloppant complètement chaque oocyte en voie d'accroissement — voir NEIDERT et LEIBER, (77), figure 27 —.

La vésicule germinative renferme maintenant, un corps chromatoïde volumineux (tache germinative), elle présente une membrane mince, très nette, dans laquelle on remarque quelques grains avides de matière colorante, — figure *11*, *a*, et figure *4*, pl. XII — ; l'espace, compris entre le corps chromatoïde central et la membrane, est occupé par un reticulum achromatique, à mailles assez larges. Le corps cellulaire est d'aspect uniforme, finement granulé, et occupé probablement par un reticulum protoplasmique beaucoup plus serré que celui de la vésicule germinative.

A la périphérie de ces oocytes, on trouve quelques noyaux plats, de l'épithélium folliculaire, étroitement appliqués à la surface des oocytes, ou séparés de ceux-ci par des lacunes sanguines.

L'oocyte est délimité par une membrane excessivement mince, qui ne se distingue que très difficilement du follicule, quand celui-ci est au contact de l'ovule.

A un stade ultérieur, le corps chromatoïde de la vésicule

germinative change d'aspect ; une vacuole claire fait son apparition dans ce corps, et la membrane chromophile qui délimite cette vacuole est maintenant formée de gros grains — figure 5, pl. XII —. La membrane nucléaire renferme à ce stade moins de grains chromophiles et le reticulum achromatique devient moins régulier et moins apparent qu'aux stades précédents — figure 5, planche XII —. La vésicule germinative a augmenté de volume. L'Oocyte dans son ensemble s'est également accrû; le corps cellulaire commence maintenant à se charger d'éléments deutoplasmiques, et il est intéressant de constater que ce deutoplasme apparaît et se concentre d'un même côté du noyau, absolument comme c'est le cas dans un œuf mésoblastique en voie de développement. Dans la figure 5, planche XII, nous trouvons déjà, à la coupe, un croissant occupé par les grains deutoplasmiques, et ce croissant est séparé de la vésicule germinative et de la périphérie de l'oocyte, par une zone dépourvue de deutoplasme.

A la périphérie de l'oocyte on aperçoit des vacuoles assez nombreuses, immédiatement sous-jacentes à la membrane. Ces vacuoles ont été signalées par Neidert et Leiber (77), qui supposent qu'il existe une relation entre elles et les grains périphériques de Langerhans (7). Ces vacuoles proviennent très probablement, de ce que les réactifs ont dissout, dans ces préparations, des globules que nous retrouvons dans des objets traités par d'autres méthodes — fig. 1, planche XIII —.

Langerhans (7) a déjà signalé le fait que, dans les jeunes oocytes, se développent deux sortes de grains, les uns constituant, à la périphérie, ce qu'il appelle la " *Periphere Schale* ", les autres disséminés dans le vitellus.

Neidert et Leiber (77) disent que les grains périphériques de Langerhans (7) sont particulièrement abondants, dans l'oocyte, du côté de l'épithélium germinatif, — voir leur figure 27, — ils font remarquer que les grains deutoplasmiques apparaissent au contraire, à la fois, dans toute l'étendue du vitellus.

Dans les oocytes plus avancés, la vésicule germinative a encore grandi, en même temps que l'oocyte dans son ensemble;

la membrane est toujours mince, mais nettement visible, le reticulum — dans les préparations traitées par la même méthode — est plus pâle que dans les oocytes plus jeunes ; la tache germinative a également augmenté de volume, et consiste en un espace sphérique, rempli de petites granulations très peu colorables, entouré d'une membrane constituée de grains très chromophiles, réunis entre eux par des filaments d'une extrême ténuité — fig. 6, planche XII —. Cette enveloppe de la tache germinative avait toujours été considérée, jusqu'ici, comme une membrane chromatique continue, à double contour.

Le deutoplasme a toujours, à la coupe, la forme d'un croissant, mais il occupe un espace beaucoup plus considérable et fait seulement défaut, d'une part, à la périphérie, suivant une zone occupée par une rangée régulière de vacuoles, et d'autre part, dans une zone protoplasmique périnucléaire. D'après le mode de formation du deutoplasme et d'après sa répartition dans l'oocyte, à la fin de la période d'accroissement, l'œuf de l'*Amphioxus*, généralement considéré comme pauvre en deutoplasme, parfois même comme alécithe, nous apparaît donc comme un œuf très riche en éléments deutoplasmiques, et répondant parfaitement au type *Telolécithe* de Balfour.

L'existence de la zone protoplasmique périnucléaire, dépourvue de deutoplasme, a été signalée par Van der Stricht (43). Il n'en a pas été fait mention par Sobotta (45), et Neidert et Leiber (77) avouent qu'ils ne sont pas parvenus à la mettre en évidence. Ces derniers auteurs ajoutent " ob sie vorhanden ist oder nicht, den Kern darf man nicht mit ihr verwechseln „ ; ceci fait allusion à la singulière méprise, commise par Willey (36) qui en reproduisant la figure 45, *d*, de Langerhans (7), change l'explication de la figure, en désignant la vésicule germinative comme espace protoplasmique, dépourvu de grains deutoplasmiques, — le nucléole comme vésicule germinative, — et la vacuole comme nucléole.

Les vacuoles de la couche périphérique sont plus rares au pôle animal de l'oocyte, et la vésicule germinative est placée au voisinage de ce pôle, beaucoup plus excentriquement qu'aux stades précédents.

Le croissant deutoplasmique n'atteint pas le pôle animal ; à ce niveau le protoplasme constitue un disque interposé entre la vésicule germinative et la membrane de l'oocyte.

Dans le dessin 45, *d*, de Langerhans (7) et dans les figures 30, 31 et 32 de Neidert et Leiber (77) la position excentrique de la vésicule germinative est indiquée, mais ces auteurs figurent du deutoplasme, du côté du pôle animal ; il faut croire que ces œufs n'étaient pas orientés dans la position voulue pour une bonne observation, car il n'y a jamais de grains deutoplasmiques de ce côté de la vésicule germinative ; cela se voit constamment quand on observe un oocyte, perpendiculairement à la ligne des pôles.

Les vacuoles périphériques sont séparées les unes des autres par des trabécules protoplasmiques, qui s'unissent en dehors pour constituer une mince couche de protoplasme sous la membrane ovulaire.

Tous ces détails se voient avec la plus grande netteté, dans la figure *7*, planche XII, qui nous représente, à un fort grossissement, la partie, avoisinant le pôle animal, d'un oocyte arrivé à la fin de la période d'accroissement.

J'ai cherché à retrouver, dans ces oocytes, l'équivalent d'un cytocentre, et j'ai rencontré parfois au voisinage du pôle animal, un ou deux petits corpuscules, se colorant en noir par la méthode de Heidenhain. On en voit deux dans la figure 7 ; ils paraissent même réunis entr'eux et entourés d'une aréole claire. Je ne veux nullement affirmer qu'il s'agisse ici de cytocentres ; ces grains ont la plus grande analogie d'aspect, avec des grains deutoplasmiques, et l'aréole claire qui les entoure dans l'oocyte, ici, en partie représenté, est peut-être un artifice de préparation.

La figure *8*, planche XII, nous montre la constitution d'une portion de la membrane chromophile du corpuscule germinatif ; elle représente une calotte superficielle qui se trouvait dans l'épaisseur d'une coupe passant au voisinage de la périphérie du corpuscule germinatif ; on y remarque un grand nombre de grains chromophiles, de forme et de dimension variables.

Les oocytes arrivés à ce stade, proéminent fortement dans la cavité ovarienne primitive, mais ils restent entourés par l'épithélium folliculaire, qu'ils ont refoulé devant eux pour s'en constituer chacun un sac entourant individuellement, et presque complètement, chaque oocyte.

Dans les oocytes arrivés à la fin de la période d'accroissement, on trouve encore l'épithélium folliculaire, immédiatement appliqué à la surface de l'ovule, sans interposition d'espaces sanguins ; dans l'ovaire arrivé à complet épanouissement, on ne trouve plus, en fait de vaisseaux, que les veines ovariennes, que l'on aperçoit, en coupe, soit au voisinage de la veine cardinale, au point où elles s'engagent dans le pédicule ovarien, soit dans l'épaisseur de l'épithélium germinatif, entre les gros oocytes et la couche de petites cellules, qui persiste du côté de la cavité ovarienne secondaire, figure 1, planche XII.

Maturation — Ponte — Fécondation.

Avant la ponte. — Normalement, la maturation de l'œuf d'*Amphioxus* commence à l'ovaire, se continue après la ponte et s'achève après la pénétration du spermatozoïde. Un certain temps avant la ponte, — il est absolument impossible de préciser — les oocytes arrivés à la fin de la période d'accroissement, passent de l'épithélium germinatif, dans la cavité ovarienne secondaire, en traversant le feuillet viscéral du gonocèle.

J'ai dit plus haut, comment je suppose que se fait ce passage, grâce à l'intervention des *cicatricules* et aux contractions des éléments musculaires qui existent dans les enveloppes ovariennes.

Aussitôt que les oocytes ont passé dans la cavité ovarienne secondaire, la vésicule germinative change de caractères ; la membrane disparaît et la chromatine émigre vers la périphérie de l'ovule, pour aller contribuer à la formation du premier fuseau de direction. Pendant un certain temps on trouve à la place de l'ancienne vésicule germinative, un espace, de forme irrégulière, dépourvu de granulations deutoplasmiques.

Les ovules séjournent certainement, un temps plus ou moins

long, dans la cavité ovarienne secondaire, — *(cavité d'incubation ou de maturation).* — car c'est normalement en ce lieu, que se fait l'expulsion du premier globule polaire. Hatschek (11) parle d'un seul globule polaire, qui est expulsé après la ponte ; il s'agit là, comme on le sait depuis les observations de Van der Stricht (43) et de Sobotta (45), du second globule.

Van der Stricht (43) a découvert, dans l'ovaire et dans la cavité péribranchiale d'une femelle fixée au début de la ponte, des œufs montrant le second fuseau de direction et à la surface desquels on trouvait le premier globule polaire. L'auteur n'a rencontré aucun stade de formation de ce premier globule.

Sobotta (45) a confirmé le fait qu'il se forme, chez l'*Amphioxus*, deux globules polaires. Il a rencontré, en outre, dans une vingtaine d'œufs, un stade, — toujours le même, — de la formation du premier globule. Il représente ce stade de métaphase dans la figure 2, de sa planche II.

Durant mon séjour à Naples et à Faro, j'ai fixé un grand nombre de femelles, au début de la ponte, pendant et après la ponte. Un soir où la ponte était particulièrement abondante, j'ai traité quelques femelles au moment de les retirer du sable, sans attendre l'expulsion des œufs ; j'espérais obtenir ainsi des œufs à des stades moins avancés que ceux que l'on obtient pendant la ponte, et c'est dans ce matériel que j'ai eu la chance de trouver des œufs montrant l'expulsion du premier globule polaire.

Les figures *13* et *14*, planche XIII, nous donnent l'aspect de semblables œufs, l'un est au stade de la plaque équatoriale, l'autre au stade diaster.

La figure mitosique présente quelques particularités intéressantes ; au moment de la métaphase, la plaque équatoriale semble constituée par des éléments qui sont formés chacun de quatre grains chromatiques ; je ne suis pas arrivé à compter ces éléments d'une façon certaine, mais d'après ce que nous verrons dans d'autres œufs, il est très probable qu'il y a, ici, *douze groupes quaternes.* La figure achromatique est très apparente, mais sa constitution est difficile à analyser ; tout ce que je puis dire, c'est qu'on aperçoit très nettement un fuseau

fibrillaire, dirigé normalement à la surface de l'ovule ; l'extrémité superficielle du fuseau arrive, à ce stade, à la limite interne de la zone vacuoleuse. Le nombre des fibrilles du fuseau est très considérable et une partie d'entr'elles n'est certainement pas en rapport direct avec les éléments chromatiques. D'après la figure donnée par Sobotta (45), qui croit aussi que les chromosomes sont au nombre de douze, le nombre des fibrilles achromatiques serait le même et les chromosomes auraient la forme de petits bâtonnets.

Les pôles du fuseau ne sont pas très nets, mais, dans l'œuf que j'ai représenté, ils sont cependant beaucoup mieux indiqués que dans l'œuf figuré par Sobotta (45).

Je n'ai pu arriver à trouver des corpuscules centraux aux pôles de ces figures.

A ce stade on distingue une membrane à la surface de l'ovule, et, vis-à-vis de la figure mitosique, elle est déjà décollée de la surface de l'œuf, sur une certaine étendue.

On retrouve, au voisinage du pôle animal, à la place qu'occupait la vésicule germinative, une grande tache claire, irrégulière, qui est certainement la trace de l'ancienne vésicule ; dans la figure *13*, planche XIII, on aperçoit aussi, dans cette grande tache, une autre plus petite, d'aspect différent, que je pense être le reste de l'ancienne tache germinative. On ne trouve plus trace de la membrane de cette tache germinative; comme cette membrane était remarquablement chromophile et comme je n'ai pu mettre en évidence par les méthodes employées, d'autres éléments de la vésicule germinative, qui pourraient être pris pour les éléments chromatiques, je crois pouvoir en conclure que c'est aux dépens de la membrane chromophile, que se constituent les *groupes quaternes* du premier fuseau de direction.

La figure *14*, planche XIII, nous montre un stade plus avancé, nous sommes ici au stade diaster ; il y a deux groupes d'éléments chromatiques et je suis parvenu à compter douze éléments dans chaque groupe. Ces corps chromatiques ont maintenant la forme de biscuits et ils semblent provenir de la division des *groupes quaternes* du stade métaphase.

Le fuseau achromatique présente les mêmes caractères qu'aux

stades précédents. Il est également net, mais je n'ai pu l'analyser d'avantage. Le fuseau a gagné la périphérie de l'ovule, et il proémine déjà à la surface, s'engageant dans un mammelon qui soulève la membrane ovulaire. Ce mamelon est constitué par une portion du vitellus et il renferme quelques grains deutoplasmiques.

La membrane ovulaire est décollée sur une étendue beaucoup plus grande qu'au stade précédent, et les vacuoles de la couche périphérique du vitellus semblent devenir confluentes. A ce stade, la tache claire, indice de l'ancienne vésicule germinative, existe encore, mais elle est ordinairement fragmentée. On trouve généralement au voisinage du pôle animal de l'ovule plusieurs taches claires, réticulées, et parfois, dans l'étendue de celles-ci des amas granuleux plus petits, rappelant par leur aspect la trace de la tache germinative.

Conformément aux observations de Van der Stricht (43) et de Sobotta (45), le premier globule polaire se sépare de l'oocyte de second ordre, en s'entourant d'une partie de la membrane ovulaire, à l'extérieur de laquelle il va se trouver.

La figure *1. a.* planche XIII, nous montre le premier globule polaire, entouré par une partie de la membrane, mais la séparation n'est pas encore complète; quand elle est achevée, on trouve le premier globule polaire accollé à la surface de l'œuf, au voisinage du pôle animal.

Dans la cavité ovarienne secondaire, de femelles fixées pendant la ponte, on retrouve régulièrement ce globule au contact de chaque œuf. La constitution du globule est variable, surtout quant au nombre et quant à la nature des éléments globuleux qui s'y trouvent renfermés. Le cas le plus intéressant que j'aie rencontré est représenté par la figure *11*, planche XIII. Dans ce premier globule polaire, nous trouvons indépendamment d'un amas de bâtonnets chromatiques, deux sortes d'éléments globuleux dont les uns, fortement colorés en noir, sont de même nature que les grains deutoplasmiques de l'œuf, et dont les autres ont le même aspect que les boules qu'on rencontrait dans la zone périphérique de l'oocyte. En outre, ce globule polaire présente une membrane — qui n'est du reste qu'une portion de

celle de l'œuf — de sorte que nous retrouvons, en somme, une grande analogie de constitution entre l'oocyte de second ordre et le premier globule polaire. C'est une nouvelle preuve en faveur de l'équivalence morphologique de ces deux éléments.

A ce propos, j'ai observé, pour la première fois, chez l'*Amphioxus*, un autre fait intéressant,connu depuis longtemps chez d'autres espèces animales, il s'agit de la division du premier globule polaire. La figure *2*. de la planche XIII, représente une partie d'un œuf, recueilli dans la cavité péribranchiale. Le premier globule polaire divisé, se trouve appliqué à la face externe de l'œuf, et à l'intérieur de celui-ci, au voisinage de la surface, on aperçoit le second fuseau de direction.

La figure *10*, planche XIII, nous fait voir un premier globule polaire, *géant*, si l'on peut ainsi s'exprimer; il renferme aussi deux sortes de globules, et comme c'est le cas dans l'oocyte de second ordre, les grains deutoplasmiques occupent principalement la partie centrale, les autres se trouvent au contraire à la périphérie ; les éléments chromatiques paraissent dispersés et ne se distinguent pas avec certitude des grains deutoplasmiques. Cette figure est dessinée au même grossissement que la figure *11*, de la même planche. On voit qu'il y a une grande différence entre ces deux premiers globules polaires, quant à la dimension. Ce cas est également intéressant au point de vue de la valeur morphologique du premier globule polaire, et il est à rapprocher des observations faites, chez certaines *Planaires*, par P. Francotte.

Je n'ai jamais rencontré le noyau reconstitué avec sa membrane, dans le premier globule polaire ; je suis d'accord en cela avec Van der Stricht (43) et Sobotta (45). Je crois pouvoir en trouver l'explication dans ce fait que, théoriquement du moins, le premier globule polaire est destiné à se diviser, sans reconstitution préalable du noyau, comme c'est le cas pour l'oocyte de second ordre. Il est donc probable, que dans les cas où le premier globule polaire ne se divise pas, le noyau ne se reconstitue pas et chose intéressante, dans le seul cas où j'ai observé la division du 1er globule polaire, le noyau était pourvu d'une membrane dans l'un des produits de cette division — figure *2*,

planche XIII, celui de droite dans le dessin —. Cette reconstitution du noyau, se produit parfois, comme nous le verrons, dans le 2[d] globule polaire.

Dès que le premier globule polaire est expulsé, un nouveau fuseau de direction se constitue dans l'oocyte de second ordre, en vue de la future division de ce dernier, en second globule polaire et en ootide. Les observations manquent, quant à la formation de ce fuseau ; on trouve celui-ci constitué dans les œufs encore renfermés dans la cavité ovarienne secondaire.

C'est à cet état de développement que les œufs de l'*Amphioxus* sont normalement pondus. Ils présentent maintenant les caractères suivants : Le premier globule se trouve en dehors de la membrane de l'œuf, il est le plus souvent indivis. — Le second fuseau de direction se trouve près de la périphérie de l'œuf ; ce fuseau, normal à la surface, est au stade de la plaque équatoriale et son extrémité distale se trouve à la face interne de la zone périphérique, vacuoleuse, de l'ovule. — La membrane de l'œuf s'est nettement différenciée du vitellus sous-jacent, et, généralement, elle est déjà décollée, suivant la plus grande partie de la surface de l'œuf, particulièrement du côté du pôle animal, au niveau du premier globule polaire. — La partie périphérique du vitellus est constituée par une zone vacuoleuse et dans certaines préparations ces vacuoles sont occupées par des boules qui ne se colorent pas par l'hématoxyline ferrique ; souvent on remarque, en certains points, une confluence de ces boules et de ces vacuoles. — La partie centrale du vitellus est chargée uniformément de gros grains deutoplasmiques, si l'on excepte les taches claires, plus riches en protoplasme, que l'on trouve au voisinage du pôle animal, et qui sont les traces de l'ancienne vésicule germinative.

Ponte. — Au moment de la ponte, les œufs passent, par les cicatrices, de la cavité ovarienne secondaire dans la cavité péribranchiale, et, d'ici à l'extérieur, par le pore abdominal.

Ils arrivent dans la cavité péribranchiale, en passant par les *cicatrices*. J'ai déjà fait remarquer, précédemment, qu'au moment de ce passage des œufs, de l'ovaire dans la cavité péri-

branchiale, les éléments musculaires du feuillet viscéral du gonocèle et ceux de la portion externe de l'épithélium folliculaire, ne peuvent jouer aucun rôle utile dans le phénomène d'expulsion des œufs ; cela résulte clairement, comme nous l'avons vu, de la disposition de ces membranes musculaires, au moment de la ponte. On peut s'en rendre compte, par l'examen de la figure 40, de ZARNIK (85). Je pense devoir attribuer — d'accord en cela avec ce dernier auteur — un rôle actif dans ce phénomène, aux muscles de la paroi du corps, et je crois aussi, que le muscle ventral contribue, pour une grande part, à exercer sur les ovaires la pression nécessaire, pour faire passer les œufs de la cavité ovarienne secondaire dans la cavité péribranchiale. On pourrait ajouter qu'il ne s'agit pas tant d'exercer une pression, que de remuer la masse d'œufs, accumulée dans la cavité ovarienne secondaire, de façon à les isoler les uns des autres.

Les *cicatrices*, nous l'avons déjà vu précédemment, sont au nombre de deux pour chaque ovaire. Elles se trouvent l'une au dessus, l'autre en-dessous du hile de l'ovaire.

SCHNEIDER (10) a, le premier, décrit et représenté les cicatrices, dans le testicule de l'*Amphioxus*. C'est seulement en 1900 que les cicatrices de l'ovaire ont été signalées, pour la première fois, par BURCHARDT (54).

Depuis lors, NEIDERT et LEIBER (77) et ZARNIK (85) se sont également occupés de ces formations. Tous ces auteurs attribuent à ces cicatrices (*Narben*) un rôle dans l'élimination des œufs. Ce rôle est absolument évident, d'après les images que nous a fournies ZARNIK (85), en représentant des coupes d'ovaires fixés pendant la ponte. J'ai eu l'occasion d'observer un grand nombre de coupes semblables, et il est absolument certain, que les œufs quittent l'ovaire, en passant par ces orifices, pour arriver dans la cavité péribranchiale, contrairement à ce qu'admettait LEGROS (42), qui sans avoir observé le fait, a supposé qu'il se produirait, lors de la ponte, un certain nombre de déchirures dans la paroi péribranchiale.

D'après BURCHARDT (54) et NEIDERT et LEIBER (77) ces cicatrices présentent une structure particulière ; elles seraient

formées, principalement, d'une accumulation de cellules fusiformes, et pour Neidert et Leiber (77) il y aurait une disposition concentrique de ces cellules ; Zarnik (85) admet l'existence de véritables faisceaux conjonctifs, n'affectant aucun arrangement particulier — " ein regelloses Fasergewirre „ p. 299 —.

Si l'on n'est pas d'accord sur la constitution de ces cicatrices, je pense que cela tient surtout à ce qu'il n'est pas commode d'en déchiffrer la structure au moyen de coupes microscopiques, notamment chez l'*Amphioxus* adulte. Neidert et Leiber (77) ont représenté un certain nombre de jeunes cicatrices, vues par transparence, " *in toto* „ ; mais il s'agit, ici, d'individus relativement jeunes, chez lesquels les cicatrices n'ont pas acquis leurs caractères définitifs.

Je signalerai d'abord le fait, que j'ai remarqué l'existence, au sein de ces cicatrices, de fibres se colorant en noir par la méthode de Heidenhain, à l'hematoxyline ferrique. Zarnik (85) dit au contraire : " für Heidenhain 'sche Schwärzung sind die Narbenfasern nicht empfindlich „.

Ensuite j'ai fait, par transparence, l'examen de la paroi interne d'un ovaire adulte. Pour arriver à obtenir cette préparation démonstrative, j'ai commencé par enlever, tout entier, un ovaire volumineux ; ensuite sous le microscope binoculaire, j'ai sectionné, de façon à détacher tout le côté médial de l'ovaire, recouvert par la paroi péribranchiale. Enfin, la lame, ainsi détachée, étant maintenue, la face péribranchiale en dessous, j'ai enlevé avec précaution, au moyen de très petits pinceaux, tous les oocytes. La membrane complexe, obtenue de cette façon, colorée par l'hematoxyline, montrait, avec une grande netteté, les deux cicatrices, et, à l'examen par transparence, j'ai pu voir, admirablement bien, la disposition des fibres. Elles sont groupées de façon à constituer autour du centre de chaque cicatrice, une série de plaques, radiairement dirigées, dans chacune desquelles les fibres vont s'irradiant, en s'écartant les unes des autres, du centre vers la périphérie de la cicatrice.

Je pense que ces fibres sont de nature musculaire, et qu'elles jouent, dans la *cicatrice*, un rôle analogue à celui des éléments

musculaires que j'ai décrits dans les *cicatricules* ; elles contribueraient à localiser la formation de l'ouverture, vers le centre de chaque cicatrice.

De la cavité péribranchiale, les œufs passent au dehors par le pore abdominal. C'est un fait observé, un grand nombre de fois, par Willey (23), Wilson (31), Van der Stricht (43), Sobotta (45) et moi-même. Il est probable, qu'à ce moment, pendant l'expulsion des œufs au dehors, le courant d'eau respiratoire joue également un rôle actif, en balayant la cavité péribranchiale.

Chose curieuse, Kowalevsky (4) et Hatschek (11) ont prétendu que les œufs sont rejetés par la bouche. Je pense pouvoir m'expliquer, jusqu'à un certain point, pourquoi ces auteurs ont cru voir l'*Amphioxus* rejeter les œufs par la bouche ; phénomène d'autant plus surprenant, que la disposition anatomique chez l'*Amphioxus*, permettrait difficilement, et ne permettrait même pas du tout, le passage des œufs de la cavité péribranchiale vers la cavité branchiale.

Quand je me suis rendu la première fois en mer, en vue d'obtenir des pontes, j'ai fait les opérations dans le canot. Comme mes prédécesseurs, j'avais recueilli dans du sable, retiré du fond, un certain nombre d'*Amphioxus*, et je les avais placés dans un cristallisoir renfermant de l'eau de mer, bien propre. Immédiatement une femelle se mit à rejeter des œufs ; je vis ceux-ci sortir par le pore abdominal, mais, quelques instants plus tard, je vis aussi, toute une série d'œufs partir de la fente buccale. Cela me surprit et dans mes notes de laboratoire j'inscrivis : " on dirait réellement que les œufs sortent quelquefois
„ par la bouche ; les cirrhes sont garnis d'œufs formant toute
„ une couronne autour de la bouche ; ce sont peut-être des œufs
„ amenés du dehors par le courant respiratoire ; à vérifier la
„ prochaine fois ! „.

J'ai fait la vérification un grand nombre de fois, et voici ce qui se passe : Les œufs sont toujours rejetés par le pore abdominal, mais lorsqu'on fait les opérations dans le canot, les œufs mis en liberté dans l'eau de mer, sont immédiatement dissémi-

nés dans tout le cristallisoir, à cause des mouvements de l'embarcation. Un certain nombre d'œufs sont alors amenés vers l'orifice buccal de l'*Amphioxus*, par le courant d'eau qui est déterminé par l'acte respiratoire de ces animaux. Ces œufs sont arrêtés par les tentacules buccaux, qui s'entrecroisent en constituant un crible devant l'orifice buccal. Quand un nombre assez considérable d'œufs sont venus se grouper devant la bouche, l'*Amphioxus* sentant probablement la nécessité de rendre libre le courant d'eau servant à la respiration, renverse à un moment donné, brusquement, ce courant, et, à cet instant, on peut voir un nombre d'œufs, parfois considérable, se disséminer dans l'eau, en partant de l'orifice buccal. C'est là, je le pense, ce qui peut donner lieu à des observations erronées sur le mode dont s'effectue la ponte.

Toutes les fois suivantes, à Naples, et toujours, à Faro, je m'installais au bord de l'eau, à terre, de façon à pouvoir procéder avec beaucoup plus de tranquillité et de précision aux opérations nécessaires pour l'obtention de bons matériaux d'étude.

Comme nous l'ont rapporté les différents auteurs qui ont recueilli des œufs d'*Amphioxus*, la ponte n'a lieu que pendant une période de l'année, et, durant ce laps de temps, elle n'a pas lieu tous les jours. On ne sait pourquoi elle est particulièrement abondante, certains jours, tandis que d'autres jours on n'obtient pas un seul œuf. Cette alternance de bons et de mauvais jours n'est pas régulière, et elle ne dépend certainement pas du temps qu'il fait.

A Naples le trajet à effectuer sur mer est déjà assez long et comme le temps m'a empêché différentes fois d'aller voir si la ponte avait lieu, je ne puis dire s'il y a, comme on l'a parfois supposé, une certaine régularité dans l'ordre des jours favorables et défavorables.

A Faro, au contraire, j'ai pu tenter la chance, journellement pendant quatre semaines et je crois intéressant de donner le tableau indiquant les résultats, au point de vue de la richesse de la récolte. Dans la première colonne est indiquée l'abondance relative des œufs, dans la seconde, celle du sperme et dans la troisième se trouve, éventuellement, renseigné le temps.

1er jour	**Beaucoup**	**Beaucoup**	—
2e jour	Pas	Peu	—
3e jour	Peu	Peu	—
4e jour	Pas	Peu	—
5e jour	Pas	Pas	—
6e jour	Pas	Pas	Scirocco fort
7e jour	Pas	Pas	—
8e jour	**Beaucoup**	**Beaucoup**	Mistral et pluie
9e jour	Pas	Pas	—
10e jour	Peu	Peu	—
11e jour	**Enormément**	**Enormément**	Scirocco
12e jour	Pas	Pas	—
13e jour	Peu	Peu	—
14e jour	?	?	Pas de pêche
15e jour	Peu	Peu	Mistral fort
16e jour	Pas	Pas	Ponente très fort
17e jour	Peu	Peu	Ponente fort
18e jour	Pas	Pas	Pluie
19e jour	Peu	Peu	—
20e jour	**Enormément**	**Enormément**	—
21e jour	Peu	Peu	—
22e jour	Pas	Pas	—
23e jour	Peu	Peu	—
24e jour	**Beaucoup**	**Beaucoup**	—
25e jour	**Beaucoup**	**Beaucoup**	—
26e jour	Peu	Peu	—
27e jour	Très peu	Peu	—
28e jour	**Beaucoup**	**Beaucoup**	—

Je donne ce tableau comme simple renseignement, afin de montrer que la ponte se fait irrégulièrement, qu'elle ne dépend pas du temps qu'il fait, et que le mieux est d'aller tenter la chance chaque jour. Le quatorzième jour je n'avais pas le temps de faire la pêche ; j'avais à traiter un matériel considérable, et surtout à fixer des larves, à des stades que je n'avais pas encore conservés. De plus je n'avais plus de bocaux disponibles ; il ne faut pas oublier, en effet, qu'on ne trouve pas à Faro les facilités qu'on rencontre à Naples.

Aussitôt que les œufs arrivent dans la cavité péribranchiale, ils sont conduits vers le pore abdominal par le courant respira-

toire. Il peut arriver cependant qu'ils s'accumulent en assez grande quantité dans la cavité atriale ; dans différents individus, fixés pendant la ponte, j'ai trouvé tout le plancher de cette cavité, surtout dans la partie antérieure, recouvert d'une couche d'œufs ; or, dans la partie antérieure, le courant d'eau est moins fort que dans la partie postérieure, et c'est ce qui nous explique que ces œufs étaient restés accumulés, pendant un petit temps, dans la partie antérieure de l'atrium. Je pense qu'il est avantageux, que les œufs ne séjournent pas dans la cavité péribranchiale, parce que les œufs, au moment de quitter la cavité ovarienne secondaire, sont prêts à recevoir le spermatozoïde, et il est à supposer que la copulation des produits sexuels doit se faire, normalement, aussitôt que les œufs arrivent dans l'eau de mer. La raison en est que, au contact de l'eau, les membranes se gonflent et se détachent complètement de l'œuf, après un temps relativement court.

Hatschek (11) a fait remarquer que les membranes se décollent en dernier lieu au voisinage du pôle végétatif de l'œuf, et il suppose avec raison que c'est en ce point que se fait la pénétration du spermatozoïde. En effet, Van der Stricht (43), Sobotta (45), et moi-même, nous avons retrouvé, sur les coupes, un reste de spermatozoïde, dans les œufs fécondés, et cela, toujours, en un point plus ou moins rapproché du pôle végétatif.

Il est donc également recommandable, pour l'obtention de matériel normal, que l'eau contienne déjà des spermatozoïdes, au moment où les œufs arrivent au dehors ; c'est ce que Sobotta (45) a fait également observer.

Il est nécessaire aussi de tenir compte de la recommandation qu'a faite Hatschek (11), de ne pas placer trop d'œufs dans les bocaux où l'on veut laisser se continuer le développement, car, sans cette précaution on obtient beaucoup d'états anormaux de développement, notamment des irrégularités dans la segmentation et par suite des larves monstrueuses.

A noter encore, la nécessité de ne récolter que des œufs pondus isolément, et de laisser soigneusement de côté, comme plusieurs auteurs l'ont recommandé, les pontes qui se font par

grumeaux. Ces pontes, on pourrait les appeler forcées, car dans ces grumeaux on trouve toujours des œufs non-mûrs, dont la sortie a peut-être été provoquée par les manipulations, parfois un peu rudes, que l'on est obligé de faire pour saisir les animaux et les transporter dans les bocaux.

En observant tous ces principes, il est facile de se procurer du matériel, et il ne reste plus qu'à fixer les œufs, à différents moments, après la ponte, pour obtenir les stades successifs du développement.

Van der Stricht (43) figure un certain nombre d'œufs fécondés, trouvés dans la cavité péribranchiale ; Sobotta (45) dit au contraire qu'il n'a jamais trouvé d'œufs fécondés dans l'atrium. Il est certain cependant, que les spermatozoïdes peuvent arriver dans la cavité péribranchiale, et que la copulation des produits sexuels peut se faire, éventuellement, dans l'atrium ; mais cela n'est pas normal.

La figure *1, b,* planche XIII, nous montre une portion, avoisinant le pôle végétatif, d'un œuf retiré de la cavité péribranchiale d'une femelle, fixée pendant la ponte ; nous y voyons le reste du spermatozoïde.

Chose plus curieuse, j'ai rencontré, à l'intérieur de la cavité ovarienne secondaire, un œuf montrant tous les caractères d'un œuf fécondé ; la figure *9*, planche XII, nous donne une image reconstituée d'après quelques coupes successives, d'un ovaire fixé quelque temps après la ponte. Cet œuf nous montre les deux globules polaires, les deux pronuclei, le reste du spermatozoïde ; et les membranes de cet œuf se trouvent également à un stade plus avancé que dans les œufs fraîchement pondus. Le fait de la fécondation à l'ovaire peut donc se produire, mais cela n'est pas normal ; le fait est possible parce que les spermatozoïdes peuvent passer aisément de la cavité péribranchiale dans la cavité ovarienne secondaire, en traversant les cicatrices qui restent ouvertes pendant toute la durée de la ponte. Dans la cavité ovarienne secondaire, ces spermatozoïdes peuvent rencontrer et féconder des ovules qui sont souvent retenus, en nombre variable, dans les replis des membranes ovariennes. J'ai

rencontré aussi, différentes fois, dans la cavité ovarienne secondaire, des œufs segmentés, sans avoir cherché à savoir s'il s'agissait oui ou non de parthénogenèse.

Je ne veux attacher aucune importance à tous ces faits anormaux, le but principal est d'obtenir des œufs normaux, ayant suivi régulièrement la voie qui leur est tracée en vue de la reproduction.

La ponte a lieu pendant une assez longue période ; HATSCHEK (11) a déjà trouvé des larves, d'environ huit jours d'âge, le 3 avril, et moi-même j'ai obtenu, à Faro, des pontes jusqu'au 20 juillet. Il est bien probable que cela peut continuer encore un peu plus tard. La ponte a lieu vers la soirée, disons entre 5 et 7 heures; conformément à l'observation de HATSCHEK (11) on peut obtenir des pontes, dans le courant de l'après-midi, mais il ajoute, avec raison, que si l'on n'avait pas dérangé les animaux ils auraient conservé leurs produits sexuels jusqu'à la soirée.

LWOFF (34) a obtenu des pontes, au laboratoire de Naples, en conservant des *Amphioxus* dans des récipients. Dans ces circonstances il paraîtrait que la ponte avait régulièrement lieu, vers huit heures du soir. Il est donc à supposer que, dans les conditions naturelles, les *Amphioxus* pondent au déclin du jour, et que, pour se rapprocher, le plus possible, des conditions naturelles, il serait préférable de procéder comme LWOFF (34) et d'attendre, en s'armant de beaucoup de patience, les pontes qui tardent parfois longtemps à se produire dans les récipients, au laboratoire. Si l'on veut récolter les matériaux, aux endroits où vivent les *Amphioxus*, il sera bon de commencer les opérations un peu plus tard, car plus on se pressera, plus on s'écartera des conditions naturelles.

Lorsque le jour est favorable, on transporte, au moyen d'une pipette, dans un bocal renfermant de l'eau de mer, fraîche et propre, une petite quantité d'eau renfermant du sperme.

Ensuite on y transporte également au moyen d'une pipette, les œufs que l'on receuille aussitôt après leur sortie du pore abdominal. Les œufs sont ensuite fixés, aux moments voulus, d'après les stades que l'on veut obtenir. On prépare de la sorte

un ou plusieurs bocaux, et pour les transporter au laboratoire il est nécessaire de prendre les plus grandes précautions pour ne pas trop agiter le liquide qui contient les œufs.

HATSCHEK (11) nous dit qu'il a pu pêcher, au moyen du filet de MÜLLER, à la surface du lac, des quantités inouïes d'œufs et de larves, à tous les moments du développement, pendant les quarante-huit heures qui suivent la ponte, et, à chaque moment, il trouvait tous les œufs ou toutes les larves au même état de développement. Ce sont là des conditions excessivement favorables, que je n'ai malheureusement pas rencontrées ; je dois faire remarquer à ce propos que HATSCHEK (11) écrit à la page 37 de son mémoire " Die in gläsern zur Entwicklung gebrachten Eier, liegen auf dem Boden des Glases ; die Embryonen „ begeben sich nach Verlassen der Eihülle an die Oberfläche „ des Wassers. „ Ceci est parfaitement exact, et il en est probablement de même au *Pantano*, où l'eau est très calme ; dès lors, je ne vois pas bien comment on pourrait pêcher, à la surface, des œufs en segmentation.

J'ai tenté bien souvent d'obtenir des œufs segmentés, en pêchant au moyen du filet de MÜLLER, mais je n'ai jamais réussi. D'après le tableau ci-dessus, la ponte était particulièrement abondante le 8e, le 11e et 21e jour ; chaque fois je me suis rendu au Pantano, à différentes heures de la nuit, pour pêcher près de la surface, et à différentes profondeurs, sans obtenir ni œufs ni larves.

Depuis quelques années, un grand nombre de pêcheurs établissent le long du bord du *Pantano*, dans la zone où les *Amphioxus* abondent, des petits parcs, dans lesquels ils font, en petit, la culture d'huîtres et d'autres mollusques. Tous ces petits parcs sont clôturés par des pieux et des cordes, et remplis de fascines, mises à la disposition du naissain. Tout cela entravait la circulation des barques, dans une grande partie de la zone habitée par les *Amphioxus*, et, comme il est possible que les larves se trouvaient dans l'étendue de ces parcs, c'est là, la seule explication, que je trouve, de mes insuccès.

Après la ponte. — Les modifications que subissent les œufs d'*Amphioxus*, après la ponte, et préalablement à la segmentation, ont été étudiées par Van der Stricht (43) et par Sobotta (45).

Elles consistent, dans la formation des membranes ovulaires, dans l'expulsion du second globule polaire et dans la copulation des produits sexuels. Ce dernier phénomène est suivi de la fécondation proprement dite.

Formation des membranes ovulaires. — Au sujet de la formation des ces membranes, Van der Stricht (43) et Sobotta (45), ne sont pas d'accord. D'après le premier de ces auteurs, il existe une membrane externe et une membrane vitelline ; la première, épaisse, se formerait déjà à l'ovaire. Elle serait d'abord immédiatement appliquée sur la mince membrane vitelline dont elle se détacherait en partie à l'ovaire, — par l'action des réactifs —, et dont elle serait séparée par un espace plus ou moins large, dans les œufs pondus. D'après Van der Stricht (43) les grosses boules de la zone périphérique de l'œuf ovarien, seraient des éléments vitellins qui, après la ponte, migreraient vers l'intérieur du vitellus, dans lequel la distinction en deux zones deviendrait de moins en moins nette.

Sobotta (45) décrit les choses d'une autre façon, et, d'après mes observations, je suis parfaitement d'accord avec lui. Les boules de la zone périphérique de l'œuf ovarien, ne sont pas des éléments dentoplasmiques. Au moment de la ponte, même un peu avant, et surtout après, ces boules semblent se liquéfier et devenir confluentes, les limites protoplasmiques, séparant les boules et les vacuoles, disparaissent et il en résulte la formation, à la périphérie de l'ovule, d'une zone homogène aux dépens de laquelle va se constituer une seconde membrane. Cette confluence des éléments de la zone périphérique du vitellus est bien visible, au pôle végétatif de l'œuf représenté par la figure *1, b*, planche XIII.

Aux dépens de cette zone, d'abord homogène et épaisse, immédiatement appliquée sur le reste du vitellus, se constitue ensuite une substance, plus ou moins fluide, s'étendant entre la mem-

brane externe et le vitellus — figure *3*, planche II. Ultérieurement cette couche semble se solidifier, se condenser, et constituer une membrane assez épaisse, qui se décolle progressivement de la membrane externe et qui plus tard se détache également du vitellus sous-jacent — figures *4*, *5*, *6*, planche XIII. La séparation de cette seconde membrane, du vitellus, se fait en premier lieu, au niveau du point de formation du second globule polaire, — figure *5*, planche XIII — puis elle s'étend progressivement sur toute la périphérie du vitellus, qui constitue finalement une sphère libre dans l'espace périvitellin.

Le globe vitellin est nettement limité par une couche très mince de protoplasme plus ou moins différencié; je ne pense pas pouvoir considérer cette couche périphérique comme une membrane proprement dite; car il faudrait admettre aussi, plus tard, l'existence d'une membrane autour de chacun des blastomères. Je crois donc que c'est à tort que Van der Stricht (43) a réservé à cette couche corticale du vitellus, le nom de membrane vitelline, et je pense qu'il y a lieu d'admettre qu'il se forme autour de l'œuf de l'*Amphioxus* deux membranes bien distinctes, qui doivent être désignées, conformément à la terminologie établie par Ed. Van Beneden (6bis et 12), l'externe, sous le nom de *membrane vitelline* et l'interne, sous le nom de *membrane périvitelline.*

D'après Van Beneden aussi, nous donnerons le nom d'*espace périvitellin* à la cavité comprise entre la membrane périvitelline et le globe vitellin; cet espace est rempli par le *liquide périvitellin.*

La première membrane formée a été désignée par Sobotta (45) sous le nom de *membrane externe*, la seconde sous le nom de *membrane interne* ou *membrane principale* (Hauptmembran) — voir les figures 6, 7, 8, 9, Planche XIII. —. La seconde membrane formée s'écarte de plus en plus du reste de l'œuf, et s'amincit au fur et à mesure; elle finit par s'accoller à la face interne de la première membrane formée, également très distendue. En dernière analyse, les deux membranes, intimement unies, ne sont plus distinctes qu'en certains points, notamment au niveau des plissements de la membrane vitelline.

Le premier globule polaire occupe chez l'*Amphioxus* une situation particulière. Il se forme très tôt, avant le décollement de la membrane vitelline et il arrive à se placer en dehors de cette membrane, dont il emploie une petite portion, pour s'en constituer une membrane propre.

N'était cette circonstance, le premier globule polaire viendrait à se loger entre les deux membranes. Le second globule polaire, de formation plus tardive, se trouvera à la surface du vitellus, proéminent dans l'espace périvitellin qui se forme en dedans de la membrane périvitelline. C'est, en somme, une disposition qui présente, — si l'on fait abstraction de celle du premier globule polaire, — la plus grande analogie avec ce que l'on a décrit dans un grand nombre de formes animales.

Formation du second globule polaire. — Je n'ai pas grand' chose à ajouter aux observations de Van der Stricht (43) et de Sobotta (45), au sujet de l'expulsion du second globule polaire. Les figures *3* à *9*, de la planche XIII, représentent une suite de phases de ce phénomène ; mais je dois dire que j'ai donné ces figures, plutôt en vue de montrer la formation des membranes ovulaires, au sujet de laquelle on n'était pas d'accord, que pour l'illustration de l'expulsion du second globule polaire.

Dans certains cas, j'ai pu compter, au stade de la plaque équatoriale, le nombre des éléments chromatiques, et, dans ce cas, j'arrivais au chiffre 12. — Figure *3*, planche XIII. Ces corps chromatiques ont parfois, encore nettement, la forme de haltères. Nous avons vu précédemment, que dans la plaque équatoriale qui précède la formation du premier globule polaire, figure *13*, planche XIII, les corps chromatiques sont des *groupes quaternes*, également au nombre de douze. Il semble donc que les chromosomes qui existent dans le second fuseau de direction représentent chacun la moitié d'un *groupe quaterne* du premier fuseau. Si nous nous rappelons maintenant que dans les figures de division des oogonies, j'ai pu parfois compter vingt-quatre chromosomes, figures *12*, *5*, planche XII, nous arrivons à la

conclusion que les choses se passent chez l'*Amphioxus*, conformément aux idées qui règnent actuellement au sujet des phénomènes de maturation de l'œuf. L'ootide, le second globule polaire et les deux produits de division du premier globule polaire — quand cette division s'accomplit — renfermeront chacun un nombre d'éléments chromatiques, moitié moindre. de celui des cellules somatiques et des oogonies.

Je n'ai pas trouvé de cytocentres dans la figure mitosique, pendant la formation du second globule polaire. Cependant, on trouve parfois aux pôles de la figure, plus souvent à l'interne qu'à l'externe, en un seul ou en plusieurs points, une condensation de substance, qui pourrait en imposer pour une formation analogue aux cytocentres. Je crois cependant pouvoir affirmer que les corpuscules centraux font défaut dans ces figures, — figures *5* et *6*, planche XIII. — Pour la constitution des figures achromatiques, aux différents stades de la formation du second globule polaire, et pour la formation de la plaque intermédiaire d'abord, du corpuscule intermédiaire ensuite, je renverrai simplement aux figures *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, *9*, de la planche XIII.

Le second globule polaire renferme, souvent, un certain nombre d'éléments deutoplasmiques; mais il est évident que l'on ne peut y trouver, comme c'est parfois le cas dans le premier globule polaire, des boules claires. La raison en est bien simple; le second globule se forme après l'individualisation de la membrane périvitelline, et à ce moment ces boules claires n'existent plus dans le vitellus. Le noyau se reconstitue, dans certains cas du moins, dans le second globule polaire, et comme il arrive parfois que ce noyau occupe une position excentrique, les grains deutoplasmiques étant situés d'un même côté du noyau, le second globule polaire prend alors l'apparence d'un ootide, en miniature. Cela nous donne une nouvelle indication sur l'identité, au point de vue de la valeur morphologique, entre le second globule polaire et l'ootide proprement dit, — Figure *12*, planche XIII. Il est à remarquer en effet, que dans l'ootide il se forme un pronucleus, qui n'est, en somme, que le produit de la reconstitution d'un noyau reticulé, aux dépens des éléments chromatiques restés

dans l'œuf. Dans l'oocyte de second ordre il n'y a pas de reconstitution de noyau reticulé, pas plus que dans le premier globule polaire, lorsque celui-ci ne se subdivise pas. Nous avons vu plus haut que le noyau reticulé peut se reconstituer dans les produits de division de ce premier globule polaire et à supposer que cela se produise dans les deux moitiés du premier globule polaire, dans le second globule et dans l'ootide, nous aurons alors quatre éléments, renfermant chacun un demi-noyau, puisque chacun ne possède que la moitié du nombre de chromosomes, caractéristique des cellules somatiques et des oogonies de l'*Amphioxus.*

Copulation des produits sexuels. — Fécondation. — La copulation des produits sexuels, se produit, normalement, aussitôt que les œufs, à leur sortie du pore abdominal, arrivent dans l'eau de mer renfermant des spermatozoïdes.

On a observé souvent des cas de polyspermie et moi-même, j'ai regretté parfois d'avoir obtenu dans mes récoltes, beaucoup d'œufs polyspermiques.

Sobotta (45) fait remarquer, que le phénomène de la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, se passe, normalement, lorsque les œufs arrivent dans l'eau de mer renfermant déjà du sperme ; un spermatozoïde passe à travers la membrane mince externe, traverse la membrane interne en voie de différenciation, et comme les deux membranes se décollent, à ce moment, du vitellus, l'œuf serait, de cette façon, mis à l'abri de la polyspermie.

Au contraire, Sobotta (45) est d'avis que, lorsque le sperme arrive seulement dans l'eau après les œufs, les membranes ne se forment pas régulièrement ; la membrane interne, en restant plus longtemps perméable et appliquée sur le vitellus, favoriserait la polyspermie. Cela expliquerait pourquoi Van der Stricht (43), qui ajoutait le sperme à l'eau renfermant les œufs, a obtenu tant d'œufs polyspermiques.

Le spermatozoïde pénètre dans l'œuf, en un point voisin du pôle végétatif de l'œuf. Hatschek (11) a déjà constaté que c'est en ce point que le vitellus reste, en dernier lieu, accollé à la

membrane, et sur les coupes microscopiques d'œufs fécondés, non segmentés, ou divisés en 2 en 4 et même en 8, j'ai pu retrouver un reste du spermatozoïde, à la périphérie du vitellus, en un point toujours voisin du pôle végétatif, figure *1, b*, planche XIII, figure *16*, planche XIII.

L'évolution du pronucleus mâle, aux dépens de l'élément nucléaire du spermatozoïde, la formation du pronucleus femelle aux dépens des éléments chromatiques restés dans l'œuf après séparation du second globule polaire, l'évolution de la première figure dicentrique, ce sont là trois phénomènes au sujet desquels je n'ai pu faire d'observations dignes d'être rapportées.

D'après Van der Stricht (43) et Sobotta (45) les deux pronuclei se fusionneraient complètement pour former le premier noyau de segmentation. Quant aux deux sphères attractives de la première figure de division, d'après Van der Stricht (43) elles se formeraient à la suite de phénomènes compliqués, analogues à ceux que Fol (22) a décrit, pour la première fois, dans l'œuf d'un Echinoderme, sous le nom de *quadrille des centres*. D'après Sobotta (45) ces sphères proviendraient toutes deux du cytocentre amené dans l'œuf par le spermatozoïde.

Le fait que je n'ai pu trouver, pas plus que Sobotta (45), de cytocentres aux pôles du premier ni du second fuseau de direction, et le fait, qu'à la suite de multiples observations, l'idée du *quadrille des centres* est aujourd'hui à peu près complètement abandonnée, me portent à me ranger à l'avis de Sobotta (45). Quant à la fusion des pronuclei en un noyau unique, je pense qu'il ne s'agit pas, — si toutefois cela se produit parfois, — d'un phénomène essentiel et constant, car dans un grand nombre d'œufs fécondés, j'ai pu nettement distinguer les pronuclei l'un de l'autre. Figure *16*, planche XIII.

Symétrie de l'œuf.

Dès le moment, où, dans l'oocyte de premier ordre, au commencement de la période d'accroissement, la vésicule germinative prend une position excentrique, la polarité de l'œuf est déjà

indiquée. Ce caractère se marque encore mieux lors de l'apparition des premiers grains deutoplasmiques, qui se groupent dans l'étendue d'un croissant, d'un seul côté du noyau, et la polarité s'accentue progressivement, à mesure que la quantité de deutoplasme augmente. Les globules polaires se forment, au moins à peu de chose près, au même point de la surface de l'œuf. Bref, la polarité est évidente, par une série de caractères, dans l'œuf ovarien, aussi bien que dans l'œuf pondu.

Un autre fait, beaucoup plus intéressant et beaucoup plus important, c'est *la symétrie bilatérale de l'œuf fécondé.*

De l'examen de la figure *16*, planche XIII, il résulte que par la situation relative du second globule polaire, des pronuclei, du reste du spermatozoïde, aussi bien que par la répartition du deutoplasme dans le vitellus, la symétrie de l'œuf devient bilatérale, et la coupe représentée, passe dans le plan de symétrie. En effet, la place occupée par le second globule polaire, les endroits où se trouvent, d'une part les pronuclei et d'autre part le reste du spermatozoïde, sont trois points fixes disposés de telle façon qu'il n'y a que le plan de la présente coupe, qui puisse passer, à la fois, par ces trois points. D'un autre côté, la répartition du deutoplasme est constante à ce stade et sur cette coupe médiane de l'œuf, on observe un espace plus ou moins triangulaire dans l'étendue duquel le vitellus est relativement plus riche en protoplasme, plus pauvre en deutoplasme.

De ce triangle, à peu près isocèle, les côtés égaux délimitent un angle obtu et le sommet de cet angle correspond, à peu près, au point occupé par le second globule polaire ; l'un des angles aigus se dirige du côté du reste spermatozoïde, l'autre est facilement reconnaissable, du côté opposé, et, de ce côté, la zone, moins riche en deutoplasme, est plus importante que de l'autre côté. Les pronuclei se trouvent au voisinage l'un de l'autre, plus ou moins rapprochés du centre de cet espace triangulaire. Comme nous le verrons dans l'étude de la segmentation, cette symétrie bilatérale de l'œuf, joue un rôle très important dans la suite du développement, et je crois utile d'indiquer, dès à présent, la signification de quelques termes qui seront employés souvent, dans la suite du texte.

Il existe dans l'œuf fécondé de l'*Amphioxus* un *plan de symétrie bilatérale*, pouvant par conséquent diviser cet œuf en deux moitiés semblables. Ce plan passe par les pôles, — animal et végétatif — par les pronuclei et par le reste du spermatozoïde. Il sera désigné sous le nom de *plan médian*. Le pôle animal se trouve au voisinage du second globule polaire, et, en même temps, au sommet de l'angle obtu du triangle isocèle, dans l'étendue duquel on aperçoit, sur la coupe médiane, une zone moins riche en éléments deutoplasmiques.

Le pôle végétatif, qui est naturellement opposé au pôle animal, se trouve, en abaissant du sommet de l'angle obtu du triangle, une droite passant par le milieu du grand côté du triangle.

Le *plan médian* divise l'œuf en deux moitiés semblables, *moitié gauche et moitié droite*.

Un plan perpendiculaire au plan médian, passant également par les pôles de l'œuf, divisera également celui-ci en deux moitiés, mais ces deux moitiés seront dissemblables, et d'après la suite du développement, nous les désignerons l'une sous le nom de moitié *antéro-dorsale*, l'autre sous le nom de *postéro-ventrale*.

Ces termes ont été choisis, parce que dans tous les dessins, chaque fois que c'était possible et chaque fois qu'il n'y avait pas de raison pour faire autrement, nous avons orienté les œufs non segmentés, aussi bien que les stades de segmentation, et les stades de gastrulation, dans la position qu'ils doivent avoir, si l'on se rapporte à la larve de l'*Amphioxus*, celle-ci étant placée la face dorsale en haut, l'extrémité antérieure à gauche, c'est-à-dire dans la position où nous la voyons en l'observant par le côté gauche.

Dans cette orientation, nous avons toujours pris comme point fixe le second globule polaire, qui, dans la jeune larve, se trouve à la partie antéro-ventrale.

Le triangle, relativement pauvre en deutoplasme, que nous apercevons sur la coupe médiane, n'a pas une forme régulière, et si je l'ai considéré comme isocèle, ce n'est que pour la

facilité de la description. Sa position et son orientation, sur une coupe médiane, nous permettent de dire, d'abord, que l'*hémisphère animal* de l'œuf est beaucoup plus riche en protoplasme que l'*hémisphère végétatif* ; et ensuite, que la *moitié antéro-dorsale* de l'œuf est relativement plus pauvre en deutoplasme que la *moitié postéro-ventrale.* Cette différence entre les moitiés antéro-dorsale et postéro-ventrale, provient de ce que les cornes de l'espace triangulaire, dirigées vers le pôle animal et vers la partie antéro-dorsale, sont plus larges que celle qui s'étend dans la direction du reste du spermatozoïde.

Cette répartition inégale du deutoplasme dans le vitellus, exerce, comme nous le verrons, une grande influence pendant les phénomènes de la segmentation, et joue un grand rôle dans la détermination de la position et de la dimension relatives des blastomères. Nous verrons aussi, que cette influence, qui se manifeste, durant la segmentation, continuera à dominer, dans les stades ultérieurs du développement, et déterminera le mode suivant lequel se produiront les phénomènes importants de la gastrulation.

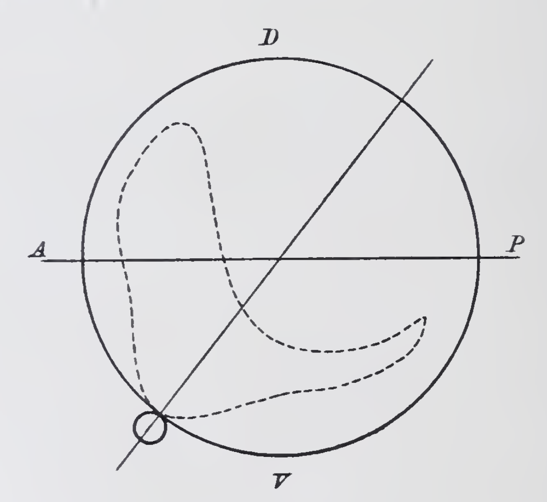


Figure 4. Schéma A.

Pour justifier les termes “ *Antéro-dorsal* „ et “ *Postéro-ventral* „ je donne les quatre schémas A. B. C. D., qui repré-

sentent quatre stades du développement, orientés de la même façon, en prenant comme point fixe, le second globule polaire.

Le schéma A, représente une coupe médiane de l'œuf fécondé. Le pointillé marque la limite du triangle, pauvre en deutoplasme, — Fig. 4. Schéma A.

Le schéma B, est une coupe médiane de la Blastula, montrant que les cellules sont en général plus petites du côté antéro-dorsal que du côté postéro-ventral, — Fig. 5. Schéma B.

Le schéma C, se rapporte au début de la gastrulation et le schéma D, représente la coupe médiane d'une jeune larve, arrivée à la fin de l'invagination gastruléenne, — Fig. 6. Schéma C, et Fig. 7, Schéma D.

Ces quatre schémas, montrent également, que l'axe principal, passant par les pôles, coupe en angle aigu, l'axe longitudinal de la larve d'amphioxus.

Cette symétrie bilatérale est donc très apparente, dans l'œuf fécondé. On peut se demander si elle ne se manifeste pas à des stades antérieurs de l'évolution de l'œuf d'*Amphioxus*.

Je crois pouvoir affirmer que la symétrie bilatérale est déjà indiquée plus tôt, par la répartition du deutoplasme dans l'ovule. Remarquons en effet, qu'il est très probable que l'espace triangulaire, riche en protoplasme, a principalement pour origine, la grande tache claire que l'on trouve au voisinage du pôle animal, au moment où va se constituer le premier fuseau de direction. Cette grande tache claire se fragmente ultérieurement, et la répartition de ces produits de fragmentation, dans une zone déterminée du vitellus, pourrait parfaitement donner naissance à la plus grande partie de l'espace triangulaire en question. Remarquons, en effet : 1° que dans la figure *13*, planche XIII, qui représente un stade de formation du premier globule polaire, la symétrie est déjà manifeste dans l'œuf, à cause de la position, de ce reste de la vésicule germinative, vis-à-vis du point où émergera le premier globule polaire ;

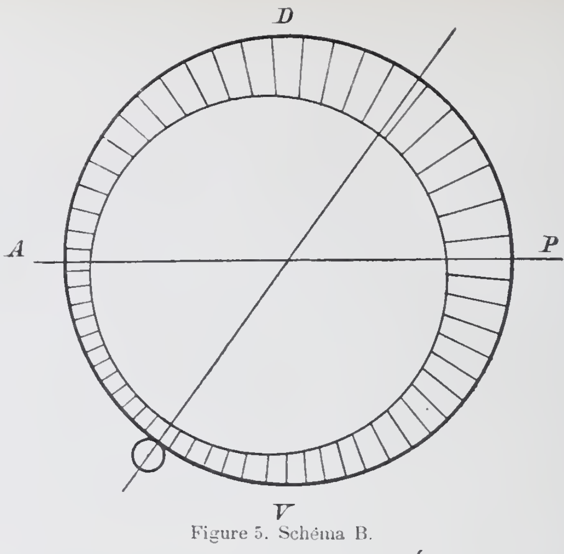


Figure 5. Schéma B.

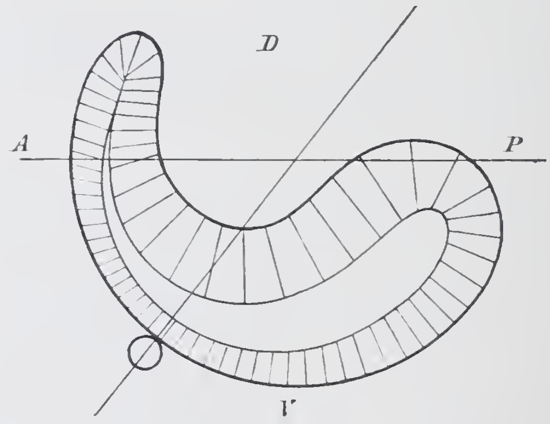


Figure 6. Schéma C.

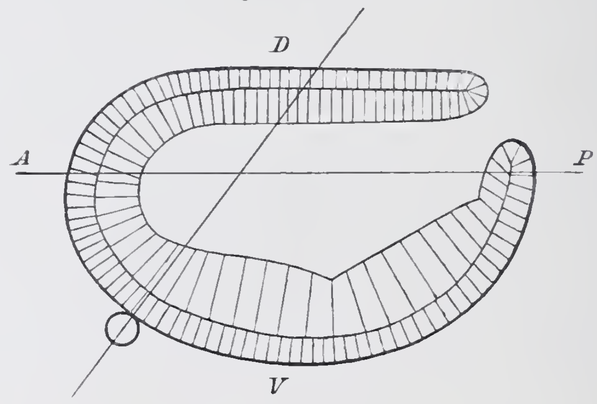


Figure 7. Schéma D.

A. = Antérieur. P. = Postérieur. D. = Dorsal. V. = Ventral.

2° Dans la figure *14*, planche XIII, un fragment de la tache claire se trouve dans la direction de l'angle qui, dans le futur triangle, se dirigera du côté du reste du spermatozoïde ;

3° Cet angle sera mieux marqué dans l'œuf fécondé, par une traînée que laissera dans le vitellus, le cheminement des éléments chromatiques du spermatozoïde, depuis le point où celui-ci penètre dans l'œuf, jusqu'au point où se rencontrent les pronuclei ;

4° L'angle du triangle qui sera dirigé du côté du pôle animal, sera probablement mieux accentué par la traînée que laisseront les éléments chromatiques de l'ootide, sur le chemin qu'ils parcourront depuis le lieu de formation du second globule polaire jusqu'au point de rencontre des pronuclei ;

5° Enfin, le troisième angle, le plus large et le plus important, persistera, à peu près, à la place de l'ancienne vésicule germinative.

Il nous est donc permis de croire, que la symétrie bilatérale de l'œuf d'*Amphioxus* est déjà nettement indiquée, dans l'oocyte de premier ordre, au moment où commence à s'édifier, au voisinage du pôle animal, le premier fuseau de direction.

Ces observations sur la structure et la symétrie de l'œuf, ont leur importance, parce qu'elles sont à rapprocher des nombreuses recherches qui ont été faites dans ces dernières années, dans une série de formes animales, — notamment chez la *Grenouille*, O. SCHULZE (58), ROUX (78), MOSKOWSKY (68), MORGAN et TSUDA (35), BRACHET (80) — chez *Strongylocentrotus*, BOVERI (60), — chez *Ilyanassa*, CRAMPTON (41), — chez *Beroë*, FISCHEL (75), — chez *Unio*, LILLIE (63), — chez *Cerebratulus* et *Dentalium*, WILSON (84), — chez les *Ascidies*, CONKLIN (88), — au sujet de la structure et de la symétrie de l'œuf, et au sujet des rapports qui peuvent exister entre cette organisation de l'œuf et les phénomènes ultérieurs du développement.

Segmentation.

La segmentation de l'œuf d'*Amphioxus* a été observée, décrite et figurée pour la première fois par KOWALEVSKY (4).

D'après le texte, il faut admettre que l'auteur considérait la segmentation comme égale et ne reconnaissait pas dans l'œuf un axe principal déterminé. Je ferai remarquer cependant, que si le texte n'est pas explicite, les dessins de l'auteur indiquent nettement, qu'au stade de passage de *1* à *2*, l'étranglement de la cellule est beaucoup plus accentué d'un côté que de l'autre. et qu'au stade *8*, quatre globes sont évidemment plus petits que les autres.

En 1881, a paru le célèbre mémoire de Hatschek (11) sur le développement de l'*Amphioxus* ; c'est dans cette importante publication, demeurée classique pendant un assez grand nombre d'années, que l'on trouve, au sujet de la segmentation de l'œuf d'*Amphioxus*, un exposé détaillé des recherches de l'auteur. Ces résultats ont été, pour ainsi dire, admis sans contrôle jusqu'en 1893. L'exposé de Hatschek est trop connu pour que je puisse songer à le résumer ici. Je me contenterai de rappeler qu'il résulterait de cette description détaillée et illustrée de nombreuses figures, que :

1° l'œuf de l'*Amphioxus* aurait une polarité manifeste, en ce sens que l'axe principal est facilement reconnaissable depuis le stade de l'œuf non segmenté jusqu'au moment de l'achèvement de la Blastula.

2° la segmentation est inégale, en ce sens qu'il y a une grande différence, à partir du stade 8, entre les blastomères du pôle animal et ceux du pôle végétatif.

3° la segmentation serait radiaire, en ce sens que les blastomères sont régulièrement orientés, et présentent des caractères uniformes autour de l'axe principal. On pourrait dire, en somme, que d'après les recherches de Hatschek (11) l'œuf non segmenté aurait une symétrie monaxone, et l'œuf aux différents stades de la segmentation, présenterait une symétrie radiaire.

4° les divisions de tous les blastomères seraient synchrones jusqu'au moment du passage de 32 à 64 ; et à partir de ce stade le synchronisme existerait encore dans chacune des séries latitudinales de blastomères, dont celle qui avoisine le pôle végétatif reste notablement en arrière sur les autres.

L'étude de la segmentation chez l'*Amphioxus*, a été reprise en 1893, par Wilson (31). D'accord en cela avec Hatschek (11) l'auteur admet que l'œuf donne deux, puis quatre blastomères égaux, par deux divisions méridiennes successives, perpendiculaires l'une à l'autre. Pendant le passage du stade 4 au stade 8, les choses se passeraient d'une façon très variable, d'un œuf à l'autre ; Wilson (31) admet trois types différents de segmentation, le *radial*, le *spiral* et le *bilatéral*, avec toutes les transitions imaginables d'un type à un autre. Le type *radial* se rencontrerait dans les trois quarts des œufs, le *spiral* dans un cinquième, tandis que le *bilatéral*, relativement très rare à ce stade, serait au contraire de loin le plus répandu, aux stades suivants. A partir du stade 16, le type *radial parfait* ne se rencontrerait plus et le type *spiral* deviendrait excessivement rare. Wilson (31) admet que ces différentes formes de segmentation, aussi bien que leurs variantes, peuvent toutes conduire au développement complet et normal. L'auteur admet le synchronisme des divisions dans tous les blastomères jusqu'aux stades 128, 256 et peut-être 512.

Samassa (53) s'est également occupé de la segmentation de l'œuf d'*Amphioxus* ; il déclare avoir retrouvé les *trois types* de segmentation de Wilson (31) ; il a rencontré, plus rarement encore que ce dernier, les types *spiral* et *radial* et il n'a jamais trouvé au stade *16*, ni aux stades suivants, un œuf réalisant la disposition que Hatschek (11) a décrite comme générale et constante. D'après Samassa (53) le synchronisme des divisions existerait jusqu'au stade 128 ; il fait cependant remarquer que pendant le passage de 64 à 128, on voit, à un moment donné, certaines cellules du stade 64, complètement divisées, tandis que, dans d'autres, cette division n'est pas encore achevée; mais l'auteur ne donne pas de renseignements précis, ni concernant la raison d'être de ces différences dans la rapidité relative des divisions cellulaires, ni concernant la place relative qu'occupent dans ces œufs, d'une part les cellules qui se divisent plus tôt, d'autre part les cellules qui se divisent plus tardivement.

Je crois devoir signaler encore, dès à présent, que Wilson

(31) et Samassa (53), sans nous donner l'explication du fait, figurent une coupe de Blastula, dans laquelle les cellules sont certainement plus petites d'un côté que de l'autre — Wilson (31), figure 39. — Samassa (53), figures 14 et 15.

Il ne me reste qu'à signaler la publication de Mac Bride (49) qui décrit et figure quelques stades de la fin de la segmentation. Ce travail a certainement été fait, à l'aide de matériaux très défectueux et il en est résulté que l'on ne peut guère avoir de confiance dans les conclusions de l'auteur. Ce mémoire a été l'objet d'une critique assez sévère de la part de Klaatsch (53bis), et, répondant à cet article, Mac Bride (56) a déclaré, dans une note ultérieure, que, s'il n'avait pas constaté de différence dans la dimension des blastomères aux deux pôles de la Blastula, la raison en était, que l'orientation était impossible pour ces objets de forme sphérique et qu'il avait probablement eu sous les yeux des coupes horizontales. Dans cette dernière note, Mac Bride (56) déclare également — ceci, en ce qui concerne les stades ultérieurs du développement — que les limites cellulaires, sont excessivement difficiles à voir dans des objets bien conservés, et que ses dessins rendent beaucoup mieux l'aspect des préparations que ne le font les dessins très schématiques de beaucoup d'auteurs. Je dois dire dès à présent, que Mac Bride (56) commet une erreur, en faisant cette déclaration, et que, sur des coupes de Blastulas, de Gastrulas, etc., les limites cellulaires sont excessivement nettes, quand les matériaux ont été convenablement préparés.

Nous voyons d'après ce qui précède, que malgré tout l'intérêt que présente l'étude de l'*Amphioxus*, d'une façon générale, les travaux concernant la segmentation sont relativement peu nombreux, et nous verrons, d'après l'exposé qui va suivre, qu'il n'était pas inutile de refaire minutieusement l'étude de cette partie du développement.

Méthodes. — Avant d'exposer mes observations sur la segmentation, je dirai quelques mots sur certaines méthodes employées, et notamment sur la méthode d'orientation.

Pour la fixation des œufs d'*Amphioxus*, aux différents stades de la segmentation, on peut se servir indifféremment d'un grand nombre de réactifs, et du moment que les œufs sont normaux, on obtient un très beau matériel. Je suis arrivé à de bons résultats par l'emploi du liquide de Kleinenberg, — du sublimé concentré dans l'eau de mer, additionné de 5 % d'acide acétique glacial — d'un mélange de 50 parties d'alcool à 95°, 50 parties de sublimé concentré, cinq parties d'acide acétique glacial et 20 parties de chlorure de platine à 1 % — d'un mélange d'une partie de formol à 40 % et 3 parties d'eau de mer — d'un mélange de 30 parties de sublimé concentré, 30 parties d'acide chromique à 1 %, et 15 parties d'acide acétique glacial — d'un mélange de 30 parties d'eau de mer, 15 parties d'acide chromique à 1 %, 15 parties de Formol à 40 % et 1 partie d'acide acétique glacial — de liquide de Flemming (solution forte) dilué de 2 à 4 fois son volume d'eau de mer — de liquide de Hermann, également dilué. Toutes ces méthodes donnent de bons résultats, pour les œufs à examiner " *in toto* „.

Quand il s'agit au contraire de préparer des matériaux en vue de coupes microscopiques, alors, il est fort recommandable de se servir seulement des deux derniers liquides, non dilués.

Quand les œufs ont été traités par des liquides osmiques, ils prennent une forte coloration noire, qui ne permet plus l'examen par transparence, malgré l'éclaircissement au moyen d'essences. Dans ce cas, il faut commencer par les traiter à la méthode au chlore, de Mayer (51), ce qui permet de pousser la décoloration aussi loin que l'on veut, sans nuire à la bonne conservation au point de vue histologique.

Les œufs à examiner " *in toto* „ peuvent avantageusement être colorés, légèrement, par le carmin boracique ou par l'éosine. Quant aux coupes microscopiques, d'œufs ou de larves, je les ai presque toujours colorées par la méthode de Heidenhain, à l'hématoxyline ferrique, suivie de différenciation à l'éosine en solution dans l'alcool absolu.

Cela dit, voici en quoi consiste le procédé que j'ai employé pour l'orientation des œufs à examiner par transparence. Cette méthode m'a rendu de si grands services, que je crois utile de l'exposer avec quelques détails.

Les œufs sont passés dans les alcools successifs, jusqu'à déshydratation complète, puis dans des mélanges d'alcool absolu et d'essence de girofles, en augmentant progressivement la teneur en essence jusqu'à l'essence pure. Celle-ci est ensuite remplacée par un mélange de *deux parties d'essence de girofles pour une partie de collodion normal.*

Les œufs peuvent séjourner, dans ce mélange, un temps indéfini ; on peut amener une quantité de matériaux dans ce mélange, et les y laisser, pour les utiliser au fur et à mesure des besoins.

Pendant plus d'un an, afin de ne pas avoir besoin de recommencer, à chaque instant, les opérations préliminaires, j'ai conservé de cette façon, dans une série de petits blocs en verre, carrés, creusés d'une cavité hémisphérique, une quantité énorme d'œufs et de larves, à différents stades de développement.

Pour orienter maintenant, définitivement, sur porte-objet, un œuf en segmentation, une gastrula ou une larve plus avancée, il suffit de placer l'objet sur une lame de verre, dans une toute petite goutte du mélange d'essence et de collodion.

Au moyen du nouveau microscope binoculaire de Zeiss, en me servant de la paire d'objectifs a_3 et des oculaires orthomorphiques, j'arrivais très facilement à choisir un objet déterminé, dans les blocs en verre, en remuant sous le microscope, au moyen d'un très petit pinceau [1], les œufs ou les larves. Une fois le stade trouvé, en maintenant, d'une main, la mise au point, et en maniant le pinceau, de l'autre, on fait flotter l'objet, on l'amène près de la surface du liquide, et avec un peu d'exercice on arrive aisément et rapidement à sortir l'objet du mélange et à

[1] J'ai employé avantageusement soit un petit pinceau dont j'enlevais toutes les soies sauf quelques-unes (cinq ou six), soit un petit morceau de fil de platine, de 1/10 de millimètre de diamètre, attaché à un porte-aiguille.

le transporter sur une lame de verre, dans une petite goutte du mélange.

Cette lame est placée sur la table du microscope binoculaire, et au moyen du petit pinceau, on peut orienter l'objet, qui conserve au moins momentanément la position qu'on lui donne ; quand on est arrivé à l'orientation voulue, on plonge vivement une baguette de verre dans un récipient renfermant du chloroforme, et on en laisse tomber une goutte sur la petite quantité de mélange qui renferme l'objet orienté. Celui-ci est alors fixé dans la position voulue ; il ne reste plus qu'à passer le porte-objet dans de l'essence de bois de cèdre, pour éclaircir, et à ajouter une goutte de baume et un couvre-objet, pour obtenir une préparation permanente.

S'agit-il, au contraire, d'obtenir des objets orientés, en vue d'en faire des coupes microscopiques, alors on procède un peu différemment. On prépare d'abord des couvre-objets, recouverts d'une légère couche de paraffine. Pour cela on saisit le couvre-objet par un coin, au moyen d'une petite pince, on le plonge un instant dans de la paraffine fondue, assez chaude, on laisse égoutter et refroidir. Au moyen de ce couvre-objet, paraffiné, on écrase sur un porte-objet une goutte de baume, assez sirupeux ; ceci, afin de fixer plus ou moins le couvre-objet et de le rendre plus translucide. Une petite goutte du mélange (essence et collodion) est maintenant étalée à la face supérieure du couvre-objet, et l'objet choisi y est transporté, puis orienté ; au moment voulu, on ajoute une goutte de chloroforme, pour fixer. Le porte-objet, avec le couvre-objet, est placé au fond d'un cristallisoir renfermant du chloroforme [1]. Le baume et la paraffine se dissolvent dans le chloroforme, et la lamelle de colodion, renfermant l'objet orienté, se détache après quelques instants. Cette lamelle peut ensuite être éclaircie par l'essence de bois de cèdre, après qu'elle a pris une coloration rouge. Sur un porte-objet, on pourra sous le microscope bino-

[1] On peut évidemment aussi, ne placer que le couvre objet dans le cristallisoir. — Le chloroforme du cristallisoir est légerement coloré par la rubine.

culaire, ou sous le microscope simple, découper dans cette lamelle un morceau de forme déterminée, permettant de reconnaître l'orientation de l'objet, par rapport aux faces et par rapport aux bords de ce morceau.

Celui-ci est imprégné de paraffine, puis enchâssé. On peut orienter de cette façon un assez grand nombre d'objets, à la fois ; j'ai souvent enrobé dans la paraffine, 10, 20 et même 30 œufs ou larves, orientés tous de la même façon, disposés sur une ligne droite, au voisinage les uns des autres, de façon à les couper, tous à la fois, dans une direction parfaitement déterminée d'avance.

Il ne faut pas que la lamelle de collodion soit trop colorée par la rubine, parce qu'il est très avantageux que les objets à couper soient plus foncés que la lamelle qui les contient. Dans ces conditions l'orientation de la lamelle et la place occupée par les objets se voient dans le bloc de paraffine et l'on peut obtenir rapidement, sans trop de perte de temps, une série de coupes.

La segmentation de l'œuf d'*Amphioxus* est totale, mais *elle est inégale, à partir du stade de passage de deux à quatre blastomères.*

Ce fait important est une conséquence de la structure bilatérale de l'œuf, de la symétrie que nous avons définie dans un chapitre précédent.

Stade 1 à 2. — Normalement, la première division se produit suivant le plan médian, et elle a pour résultat la formation des deux premiers blastomères, qui sont d'égale dimension. L'un est droit, l'autre est gauche, et ils représentent respectivement la future moitié droite et la future moitié gauche de la Blastula.

Ce fait, que les deux premiers blastomères représentent les moitiés droite et gauche de la larve future, a été mis en évidence, pour la première fois, par les recherches minutieuses de Van Beneden et Julin (17), sur la segmentation chez la *Claveline.* Depuis lors, cette démonstration a été faite chez d'autres espèces, et nous allons voir que chez l'*Amphioxus*, le fait est

tellement évident, aux différents stades de la segmentation, qu'il n'est pas même nécessaire de numéroter ou de désigner par des notations, les différents blastomères issus des deux premiers.

Le sillon ou l'étranglement, premier indice extérieur de cette division en deux, apparaît dans le voisinage du second globule polaire, au sommet de l'hémisphère animal, dans la région qui, dans la cellule-œuf est relativement la plus riche en protoplasme. Ce sillon gagne progressivement le pôle végétatif ; mais au moment où l'étranglement intéresse tout le pourtour de l'œuf, suivant le plan médian, le sillon est beaucoup plus profond au pôle animal qu'au pôle végétatif — figures *81, 82, 83*, planche XVII. D'autre part, en examinant l'œuf suivant la ligne des pôles, on peut constater, qu'à ce moment l'étranglement est plus accentué du côté antéro-dorsal, que du côté postéro-ventral — figure *2*, planche XIV. — Ceci est conforme à cette loi générale, d'après laquelle l'activité est d'autant plus grande, dans une région déterminée de l'œuf, que le protoplasme y est relativement plus abondant. Si nous jetons un coup d'œil sur la coupe sagittale médiane de l'œuf fécondé — figure *16*, planche XIII — nous voyons que les choses se passent absolument, d'après cette loi générale.

Stade 2 à 4. — La division des deux premiers blastomères sera inégale ; au stade *4*, nous trouverons deux cellules plus petites, du côté antéro-dorsal, et deux cellules plus grandes, du côté postéro-ventral. Les figures *4* et *5*, planche XIV, et les figures *32, 33*, planche XV, nous montrent clairement, que l'étranglement des deux premiers blastomères apparaît suivant une ligne, plus rapprochée du côté antéro-dorsal que du côté postéro-ventral, et le résultat sera, comme la figure *6*, planche XIV et la figure *34*, planche XV l'indiquent, la production de quatre cellules, égales deux à deux. A partir du moment où l'étranglement des deux premiers blastomères a fait son apparition, pendant le passage de *2* à *4*, l'orientation de l'œuf entier devient possible. En effet, on peut, dès à présent, reconnaître le pôle animal, par la présence du second globule polaire, on peut

distinguer le côté antéro-dorsal du côté postéro-ventral, par la position de l'étranglement, et, par conséquent, les côtés droit et gauche sont également reconnaissables.

Il en sera de même dans tous les stades ultérieurs de la segmentation et cette orientation des œufs est, on le comprend aisément, de la plus haute importance, pour l'étude méthodique des stades successifs.

La figure 1, planche XVIII, représente une coupe de l'un des deux premiers blastomères, au stade où la figure mitosique va se constituer pour le passage de 2 à 4. A ce moment, le sillon superficiel n'est pas encore indiqué, mais, dès le moment où les blastomères ont pris une forme un peu allongée, l'orientation est déjà possible en ce sens que, pour obtenir des coupes passant dans l'axe de la figure karyokinétique, il suffit de placer les objets de façon à couper les deux blastomères, successivement, suivant le grand axe, tandis que pour obtenir des coupes perpendiculaires à l'axe de la figure mitosique, on n'a qu'à couper les deux blastomères, à la fois, perpendiculairement à leur grand axe.

Nous remarquons, dans cette image, un espace triangulaire, relativement pauvre en éléments deutoplasmiques, et cet espace qui est théoriquement la moitié de celui que nous avons trouvé dans l'œuf fécondé, est plus développé du côté antéro-dorsal ; c'est de ce côté que nous aurons, au stade *4*, les deux cellules plus petites. Notons également, que le noyau est plus rapproché du pôle animal que du pôle végétatif ; SOBOTTA (45) a prétendu que les noyaux, provenant de la division du premier noyau de segmentation, gagnent les centres des deux premiers blastomères, et il ajoute que cela est nécessaire, parce ce que, sans cela, la seconde division serait inégale, alors que cette inégalité ne se marque qu'au stade huit.

Je ferai remarquer, à ce propos, que le fait de la position excentrique des noyaux, au stade 2, du moins le fait qu'ils seraient plus rapprochés du pôle animal, n'entraînerait la division inégale que dans le cas où cette division serait latitudinale. On conçoit très bien, qu'un œuf pourrait se diviser en nom-

breuses parties égales, par des divisions méridiennes successives, malgré que les noyaux seraient plus rapprochés du pôle animal. Ce qui fait, que les cellules se divisent inégalement, au passage du stade *2* au stade *4*, c'est que le côté antéro-dorsal est relativement plus riche en protoplasme que le côté postéro-ventral, et que les noyaux sont, tant soit peu, plus voisins de la face antéro-dorsale.

La figure 2, planche XVIII, nous montre également une coupe suivant le grand axe de l'un des deux premiers blastomères. La division est un peu plus avancée, nous avons affaire au stade *diaster*, et dans cette image on remarque que les éléments deutoplasmiques sont plus abondants du côté postéro-ventral que du côté antéro-dorsal.

Les sphères attractives sont déjà divisées, et, chose très intéressante, les sphères-filles d'un même côté, s'écartent l'une de l'autre, en se rapprochant chacune de l'un des pôles de l'œuf. Or, on sait qu'au moment de la division de *4* à *8*, la division sera latitudinale ; par conséquent, les sphères-filles se dirigent déjà vers les points qu'elles doivent occuper lors de la division suivante ; *ce qui nous laisse entrevoir la possibilité, d'orienter les objets à couper, de façon à obtenir, ou à rendre visible dans les préparations, un détail déterminé de la mitose.*

Je n'entreprendrai pas de donner des descriptions détaillées de ces figures de division ; dans les objets fixés au liquide de Hermann, traités par la méthode de Heidenhain, suivie de coloration à l'éosine, on trouve de très belles images pour l'étude de la mitose. Dans la sphère attractive, on distingue nettement le *corpuscule central*, la *zone médullaire* et la *zone corticale*. Afin de ne pas avoir à discuter la signification des termes, je donne aux différentes parties de la sphère, les noms créés par Van Beneden (12), qui a découvert, en 1883, cet élément important de la cellule.

Sobotta (45) a figuré également le corpuscule central, dans sa figure 29. Van der Stricht (43) le signale, dans le texte, mais on le cherche en vain dans ses dessins. Ces auteurs appellent *centrosome* la partie de la sphère attractive à laquelle je pense devoir laisser le nom primitif de *zone médullaire.*

Sobotta (45) n'a pas retrouvé les fibrilles achromatiques qui d'après Van der Stricht (45) s'entrecroisent à l'équateur de la figure ; dans mes dessins, *1*, *2* et *3*, planche XVIII, nous voyons qu'elles existent réellement aux stades *2 à 4* et *4 à 8* ; et je puis affirmer qu'elles se retrouvent aussi au stade *1 à 2*. Ces figures achromatiques, présentent une grande analogie avec celles que Van der Stricht (27) a figurées dans les œufs de *Triton* — figures *7*, *8*, *10*, *13*.

Le résultat de la seconde division, méridienne comme la première, est donc la formation de quatre blastomères *égaux deux à deux* ; les plus petits sont antéro-dorsaux, les plus grands postéro-ventraux.

Stade 4 à 8. — Nous avons, à partir de ce moment, des blastomères de dimensions différentes ; ces différences vont s'accentuant, aux stades ultérieurs, et, *dans une cellule déterminée, la division se produira d'autant plus rapidement et d'une façon d'autant plus précoce, que la cellule sera plus petite*. Il résulte de cette loi générale de la segmentation, que le *synchronisme vrai* des divisions, cesse, en réalité, à partir du stade *4 à 8*. On peut certainement, à l'examen d'un œuf déjà divisé en *8*, en *16*, et en *32* et même en *64*, constater, qu'à un moment donné, les cellules peuvent se trouver, en même temps, en division, mais ce n'est pas là, ce que les auteurs ont désigné sous le nom de *synchronisme*. Ce mot impliquerait que la division commence et s'achève en même temps dans toutes les cellules. Dorénavant, la division sera toujours plus avancée dans les petites cellules que dans les grandes, et bientôt, on pourra trouver la division achevée dans une certaine région, tandis qu'elle ne le sera guère dans une autre partie du blastoderme.

Le plan suivant lequel s'opère la division en *8*, est, comme on le sait depuis longtemps, latitudinal.

Hatschek (11), et d'autres après lui, ont remarqué que ce plan est plus rapproché du pôle animal que du pôle végétatif, et que la division a pour résultat la formation de quatre cellules plus petites, désignées sous le nom de *micromères* et de quatre cellules plus grandes, appelées *macromères*.

Conformément à la loi générale que nous venons d'énoncer, les deux cellules antéro-dorsales du stade *4*, plus petites que les postéro-ventrales, se divisent un peu plus tôt que ces dernières. Il en résulte qu'à un moment donné du passage de *4 à 8*, on peut voir très nettement que les petites cellules sont plus étranglées que les grandes. Pour observer ce fait, il est bon de placer l'œuf dans une position déterminée. Il faut l'orienter de façon à ce que, sur la préparation, l'un des blastomères en division se trouve au-dessus, et un autre en-dessous. Puisque les deux cellules de même dimension, sont l'une à côté de l'autre au stade *4*, il est évident que, dans ces conditions d'orientation, la cellule supérieure et l'inférieure d'une part, celle de droite et celle de gauche d'autre part, seront de grandeur différente. La figure 85, planche XVII, est faite d'après un œuf orienté comme il vient d'être dit. On y remarque, très facilement, que la cellule qui se trouve en haut et à gauche, dans le dessin, est plus étranglée que celle qui se trouve en bas et à droite ; la même différence existe pour les deux autres blastomères dont le supérieur est plus étranglé que l'inférieur, mais la chose est plus apparente pour les blastomères qui sont dans le plan moyen de la préparation ; en tournant cet œuf de 90 degrés sur son axe, on rendrait l'observation plus facile pour les blastomères qui sont, ici, dans la figure *85*, supérieur et inférieur.

Il en résulte d'abord, que la division sera plus vite achevée dans les blastomères antéro-dorsaux, et en second lieu, qu'au stade suivant, on aura *huit cellules, égales deux à deux*. Parmi les micromères comme parmi les macromères, il y aura deux dimensions différentes. La figure *85*, planche XVII, la figure *7*, planche XIV, et les figures *35* et *36*, planche XV, montrent nettement, ces différentes particularités du stade *4 à 8*.

Une coupe menée à travers un stade de passage, de façon à intéresser, suivant la ligne des pôles, deux blastomères de grandeur différente, nous montrera que les figures mitosiques sont plus rapprochées du pôle animal que du pôle végétatif. Nous remarquerons aussi que le noyau est déjà plus transformé

dans la petite que dans la grande cellule. La figure 3, planche XVIII, permet de voir les caractères différentiels des deux blastomères ; dans le plus grand, existe encore le stade spirème, dans le plus petit, la division transversale du cordon chromatique, en chromosomes primaires, est un fait accompli.

Stade 8 à 16. — D'après HATSCHEK (11), les huit cellules se divisent en même temps, chacune suivant un plan méridien, et le résultat en est la formation de deux cercles, l'un de huit petites cellules au pôle animal, l'autre de huit cellules plus grandes, au pôle végétatif.

WILSON (31) indépendamment des types *spiral* et *radial*, qui sont excessivement rares d'après lui, et que je considère comme anormaux, admet un type bilatéral, qui peut présenter deux variantes.

Dans le premier cas, les quatre cellules situées au pôle animal se divisent en parties égales, suivant un plan parallèle au premier plan de segmentation ; chacun des quatre grands blastomères du stade 8, se divise en parties inégales, par un plan oblique ; d'où résulterait la formation de deux paires de plus petites cellules — *macromères secondaires* — situées aux extrémités postérieure et antérieure de l'embryon, et de deux paires de plus grandes cellules — *macromères primaires* — situées au pôle inférieur. Ce cas serait de loin le plus fréquent, et de légères variations se produiraient dans les plans de division des micromères.

Dans le second cas, deux des *macromères secondaires* (WILSON) vont se placer sur les côtés de l'embryon au lieu de se porter vers une extrémité. WILSON (31) attire l'attention sur la grande analogie que présente alors la disposition des cellules, au stade 16, avec les figures 7, 7^a et 7^b que VAN BENEDEN et JULIN (17) ont données pour la *Claveline*.

J'ai rencontré également quelques œufs, présentant une disposition particulière des 16 blastomères, et j'ai moi-même représenté, figure 11, planche XIV, un œuf dans lequel la disposition est pour ainsi dire identique à celle que l'on trouve dans la figure 7 de VAN BENEDEN et JULIN (17). Cependant, je

dois dire que ce sont là des exceptions, qui ne sont peut-être pas sans signification, mais que je considère ces cas comme anormaux dans le cours du développement de l'*Amphioxus*.

Je considère au contraire comme normaux, les œufs qui se segmentent d'après la première variante du type bilatéral de WILSON. Mais il résulte évidemment de la symétrie que nous avons trouvée dans l'œuf fécondé, en rapport avec la symétrie de la future larve, que je ne suis pas d'accord avec ce dernier auteur, au sujet de la situation des blastomères par rapport à l'orientation de l'embryon.

Les observations de SAMASSA (53) sont, peut-on dire, conformes à celles du naturaliste américain.

Voyons maintenant ce qui se passe pendant le passage du stade *8* au stade *16*, dans les œufs que je crois devoir considérer comme se développant normalement.

La division des huit cellules n'est pas synchrone, mais l'on peut dire que le côté antéro-dorsal est en avance sur le côté postéro-ventral ; cela ressort de l'examen des figures *8*, *9*, *10*, planche XIV. Cela est vrai, tant pour les micromères que pour les macromères. Au début, notamment, au moment de la formation des figures dicentriques, les plans de division sont méridiens dans les micromères, mais ces plans changent ensuite de direction et finissent par être, à peu près, perpendiculaires au premier plan de segmentation. Le résultat final est la formation de deux rangées de quatre cellules, dont deux paires resteront au voisinage du pôle animal, tandis que deux autres paires seront portées l'une vers la face antéro-dorsale, l'autre vers la face postéro-ventrale. Ces deux dernières paires se rapprochent, tant soit peu, du pôle végétatif.

Les plans de division des macromères sont évidemment un peu obliques par rapport au plan médian, ce qui est rendu nécessaire par suite de l'existence d'un orifice, généralement assez considérable au milieu des macromères du stade *8*, et par cette circonstance, que quatre des produits de division se porteront par paires du côté des faces latérales, droite et gauche, en se rapprochant, tant soit peu, du pôle animal. Il en

est notamment ainsi, dès le moment où les étranglements des macromères du stade *8*, sont visibles extérieurement : mais il est à remarquer que lors de la formation des figures dicentriques, et particulièrement aux stades de la métaphase et du diaster, chaque plan de division est placé dans un méridien de l'œuf ; c'est ce que montre clairement la figure *4*, planche XVIII, représentant une coupe perpendiculaire à la ligne des pôles, passant, à la fois, dans l'axe des figures mitosiques des quatre macromères.

Quoiqu'il en soit de ce plan de division, qui change de direction à mesure que le passage au stade *16* s'accentue, le résultat sera, que quatre macromères, dont deux antéro-dorsaux et deux postéro-ventraux, resteront au voisinage du pôle végétatif, tandis que les quatre autres s'écartent par paires, dont l'une va se placer du côté de la face latérale droite, l'autre du côté de la face latérale gauche. — Figures *8*, *9*, *10*, planche XIV ; figures *12*, *13*, *14*, planche XIV ; figures *37*, *38*, *39*, *40*, *41*, *42*, planche XV ; figures *64*, *65*, *66*, planche XVI.

On peut se représenter les déplacements que subissent les blastomères pendant le passage de 8 à 16, en plaçant les deux mains, horizontalement, en croix, l'une au-dessus de l'autre, les faces palmaires se regardant ; l'une des mains, disons la droite, placée au-dessus, représentant la plaque de quatre micromères du stade *8*, l'autre, la plaque de quatre macromères de ce stade. En bombant ensuite les deux mains, de façon à rendre leurs faces dorsales convexes, nous représenterons assez nettement le cheminement de deux paires de micromères vers le pôle végétatif, ainsi que celui des deux paires de macromères vers le pôle animal, en nous figurant que les parties distale et proximale de chaque main représentent les cellules qui quittent le voisinage des pôles ; tandis que d'une part la partie centrale de la main gauche représente les quatre macromères qui demeurent au voisinage du pôle végétatif, et que d'autre part la portion centrale de la main droite représente les quatre micromères qui restent au pôle animal. Cette

manœuvre nous donne également une idée exacte de l'acheminement vers une forme embryonnaire sphérique, avec extension de la cavité de segmentation.

En résumé, nous pouvons décrire le stade *16*, en disant que dans la direction de la ligne des pôles nous avons, en somme, huit fois deux cellules, obliquement superposées ; quatre de ces paires de cellules sont formées chacune par un des macromères restés au pôle végétatif, et un des micromères qui ont cheminé vers les faces antéro-dorsale et postéro-ventrale ; les quatre autres paires sont constituées chacune par un micromère resté au pôle animal et un des macromères qui ont gagné les faces latérales droite ou gauche. Tout cela se voit clairement dans les figures *40, 41, 42*, planche XV et dans les figures *64, 65, 66*, planche XVI.

Au stade *16*, il n'y a donc pas deux rangées, transversales, ou plutôt latitudinales de huit blastomères, mais, si l'on suppose une série de coupes perpendiculaires à la ligne des pôles, ces coupes ne passeront jamais que par les centres de quatre blastomères, à la fois ; en d'autres termes, il y a quatre groupes de quatre cellules, sur quatre plans latitudinaux différents, et la dimension des cellules diminue d'un groupe à l'autre si l'on va du pôle végétatif vers le pôle animal ; ce sont : les quatre cellules restées au pôle végétatif, puis les macromères qui ont émigré vers les faces latérales, ensuite les micromères qui sont venus se placer du côté des faces antéro-dorsale et postero-ventrale, enfin les micromères restés au voisinage du pôle animal, figures *40, 41, 42*, planche XV.

Il est à remarquer que parmi les quatre macromères restés au pôle végétatif, les deux antéro-dorsaux sont notablement plus petits que les postéro-ventraux, figure *13*, planche XIV et *38, 39, 41, 42*, planche XV. C'est ce qui est visible également dans la figure *27* de Wilson (31).

Stade 16 à 32. — D'après Hatschek (11) les cellules du stade 16, se diviseraient toutes en même temps, chacune par un plan parallèle à l'équateur et il en résulterait la formation de quatre cercles formés chacun de 8 cellules de même dimen-

sion, la grosseur des cellules diminuant, d'un cercle à l'autre, en allant du pôle végétatif vers le pôle animal.

WILSON (31), au stade 16, désigne les macromères, qui ont quitté le pôle végétatif, sous le nom de *macromères secondaires*, et il appelle *macromères primitifs* ceux qui sont restés au pôle ; l'auteur émet l'opinion qu'à partir du stade 16, il se forme des séries de nouveaux micromères aux dépens des macromères : " A second, third, fourth and perhaps a fifth group of micro-„ meres, each of them eight in number are formed by four „ successive unequal divisions of the macromeres. These „ micromeres as well as the products of the first group divide „ equally and thus, a blastula is produced, in wich the size of „ the cells increases pretty regularly from the upper towards „ the lower pole„. Il observe que, pendant tous ces stades, la symétrie bilatérale reste plus ou moins distincte, quand on examine les œufs par le pôle végétatif, tandis que cette symétrie s'efface, plus vite, du côté du pôle animal, parce que, de ce côté, les cellules se divisent plutôt d'après des conditions mécaniques, déterminées par le voisinage des cellules environnantes. Il ajoute que les huit nouveaux micromères du second groupe, sont formés par division horizontale, et que les micromères déjà existants, se divisent souvent par des plans parallèles à l'équateur ; seulement, il y aurait beaucoup de variations. — Voir ses figures *34*, *35*, *36*, *37*, et *39*, qui se rapprochent énormément des images que j'ai observées dans la grande majorité des cas.

SAMASSA (53) donne également deux figures analogues, — *6* et *7* — représentant un même œuf, vu, dans l'une, du pôle animal, dans l'autre, de côté. Je rappellerai encore, ici, que les seize cellules se diviseraient en même temps, d'après WILSON (31) et d'après SAMASSA (53), — *synchronisme* —.

D'après les nombreuses observations que j'ai eu l'occasion de faire, sur des œufs parfaitement bien orientés, je pense que, normalement, les choses se passent de la façon suivante : L'examen des œufs " *in toto* „ nous montre d'abord, que les micromères entrent en division avant les macromères —

figures *16* et *17*, planche XIV, — et ensuite, que les divisions sont plus précoces dans la moitié antéro-dorsale que dans la moitié postéro-ventrale — figures *44*, *45*, planche XV, figures *68*, *69*, planche XVI —.

Au moment où, en ce qui concerne les micromères, les plans de division commencent à devenir visibles extérieurement, ceux-ci sont placés parallèlement au plan médian ; ils conservent plus longtemps cette position dans les quatre micromères polaires. Les micromères antéro-dorsaux et postéro-ventraux changent bientôt de position et par conséquent leur plan de division change également de direction. Les micromères polaires ne changent pas d'orientation, et des produits de leur division, quatre resteront au pôle animal, et les quatre autres, par paires gagnent les faces latérales pour se diriger vers le pôle végétatif, dans la direction des macromères latéraux. Par suite du changement de direction des autres micromères, les huit produits de leur division se placeront sur les faces antéro-dorsale et postéro-ventrale, quatre d'entr'eux restant plus rapprochés du pôle animal, les quatre autres se portant vers les macromères du pôle végétatif — figures *15*, *17*, planche XIV, figure *23*, planche XV, figures *43*, *44*, *45*, planche XV, figures *46*, *47*, *48*, planche XVI.

Les macromères du stade *16*, se divisent par des plans latitudinaux ; des deux produits de division de chacun d'eux, il y en a un qui se rapproche du pôle animal. Parmi ces huit cellules qui se rapprocheront du pôle animal, les quatre dérivés des macromères polaires, gagnent les faces antéro-dorsale et postéro-ventrale ; les quatre autres restent sur les faces latérales. Les figures les plus intéressantes sont celles que fournissent les vues latérales. Les figures *44*, *45*, planche XV et les figures *47*, *48*, planche XVI, ont été dessinées d'après deux œufs examinés du côté gauche. On y voit, avec la plus grande netteté, que la face antéro-dorsale est en avance sur la face postéro-ventrale, car dans ces figures les macromères antéro-dorsaux sont beaucoup plus fortement étranglés que les postéro-ventraux. Dans les figures *47* et *48*, les micromères sont divisés du côté

antéro-dorsal, étranglés seulement du côté postéro-ventral. Je ne pense pas que l'idée de Wilson (31), au sujet de la formation d'une série de groupes de micromères aux dépens des macromères, soit justifiée. Ces noms de macromères et de micromères, ne peuvent avoir, me semble-t-il, dans les œufs d'*Amphioxus*, qu'une signification conventionnelle, en ce sens que si nous désignons, au stade 8, les grandes cellules sous le nom de macromères, et les petites sous celui de micromères, cela paraît parfaitement justifié, à cause de la différence très apparente dans les dimensions. Nous savons maintenant, qu'au stade 8, il y a déjà quatre grandeurs différentes, et qu'au stade 16, il y a huit dimensions différentes ; jusqu'ici, les termes de macromères et de micromères ne prêtent pas encore trop à confusion, parce que, vu la simplicité de l'ensemble et le petit nombre de globes, l'esprit du lecteur voit encore facilement la relation de ces 16 globes avec les 8 cellules du stade 8. Mais, à partir du stade *32*, la chose devient plus difficile ; à ce moment il y a en réalité, non pas quatre plans latidudinaux de 8 blastomères, mais huit assises de quatre — voir les figures *50* et *51*, planche XVI—, et, du pôle végétatif au pôle animal, la dimension des cellules diminue insensiblement d'une assise à l'autre. De plus, il faut toujours tenir compte de la différence entre face antéro-dorsale et face postéro-ventrale. Il en résulte qu'on ne peut absolument plus parler de *limite entre macromères et micromères*, dans l'ensemble de la forme embryonnaire ; cette limite est dès maintenant conventionnelle, à moins que de vouloir appeler macromères les 16 cellules provenant des 4 grandes cellules du stade *8*, et micromères, celles provenant des 4 petites cellules de ce stade. Il ne peut certainement pas être question de voir dans le mode de segmentation de l'œuf d'*Amphioxus*, une analogie avec ce qui se passe, par exemple, dans les œufs des *Mollusques* ou des *Annélides*, et c'est ce que l'exposé de Wilson (31) pourrait laisser supposer.

En résumé, quand le stade *32* est réalisé, nous trouvons, dans l'œuf segmenté, huit rangées méridiennes de quatre cellules ; la dimension de ces quatre cellules augmente insensiblement,

dans chaque rangée. du pôle animal au pôle végétatif. Quatre de ces rangées touchent au pôle animal, les quatre autres arrivent jusqu'au voisinage du pôle végétatif.

Ces huit rangées de cellules du stade *32*, correspondent aux huit paires méridiennes de cellules. que nous avons trouvées au stade *16*.

Au stade *32*. les cellules se trouvent par quatre dans huit plans latitudinaux, et les cellules de quatre rangées méridiennes alternent avec celles des quatre autres — figures *49*. *50*. *51*, planche XVI —.

Wilson (31) a donné, de ce stade, un dessin qui correspond tout à fait à ma description (figure *39*). Dans la figure 37 de Wilson (31), comme dans ma figure *26*, planche XV, on voit encore très distinctement, au pôle végétatif, quatre grandes cellules dont les deux antéro-dorsales sont plus petites que les deux postéro-ventrales.

Stade 32 à 64.— A partir de ce moment, la disposition relative des blastomères, devient moins régulière, c'est-à-dire, moins constante. A la fin du stade *32*, on observe, du reste, déjà des variations, dans la disposition des blastomères, au voisinage du pôle animal. Ce fait est signalé également par Wilson (31) et par Samassa (53). La symétrie bilatérale n'est plus très apparente du côté du pôle animal, mais elle persiste, très nettement, du côté du pôle végétatif. C'est grâce à l'existence des quatre grandes cellules qui existent à ce pôle, que l'orientation des œufs est encore très facile, pour la grande majorité des œufs de pontes normales.

Je rappellerai, à ce propos, ce que Wilson (31) dit au commencement de son mémoire : " The cleavage is of more than „ ordinary interest, on account of its remarkably plastic cha- „ racter, wich is shown in two directions. First it normally „ exhibits a protean variability, second the development is „ capable in a very high degree of artificial modification, „ trough mechanical disturbances operating on the early „ stages. „

Wilson (31) a grandement raison, en disant que des varia-

tions sont facilement déterminées artificiellement ; mais je crois cependant qu'on ne peut admettre que l'œuf de l'*Amphioxus* puisse *normalement* se segmenter d'après des types différents (*it normally exhibits a protean variability*). J'incline à croire, au contraire, que les œufs, en petit nombre du reste, dans lesquels la symétrie paraît *radiaire* ou *spirale*, ne sont pas des œufs normaux, et que dans ces œufs, observés aux stades jeunes, s'est déjà produit une altération mécanique ; cela me paraît très probable, je dirais presqu'évident, pour les figures *8*, *11*, *12* et *13* de Wilson (31).

Dans les stades ultérieurs à la phase *32*, la description ne peut plus se faire d'une façon aussi précise que dans les stades précédents. Il y a réellement des variations dans la disposition des cellules, et cela se comprend aisément, parce que les cellules deviennent de plus en plus nombreuses, de plus en plus petites et elles s'unissent les unes aux autres pour en arriver à se disposer en une couche à caractère épithélial, délimitant une cavité plus ou moins sphérique.

Cependant, la loi générale d'après laquelle les cellules plus petites se divisent d'une façon plus précoce que les cellules plus grandes, reste toujours vraie.

La face antéro-dorsale, dans son ensemble, est toujours en avance sur la face postéro-ventrale, et dans chacune de ces faces les divisions sont plus avancées, à un moment déterminé, du côté animal que du côté végétatif de l'œuf. Un cas intéressant, sous ce rapport, est représenté par les figures *52*, *53*, planche XVI. Toutes les cellules du stade *32* sont divisées, restriction faite pour les deux plus grandes cellules postéro-ventrales, qui siègent au pôle végétatif. A ce moment, on pourrait dire que cet œuf se trouve à un stade *62*, en voie de passage au stade *64*.

Deux autres œufs intéressants, sous le rapport de la rapidité relative des divisions dans les différentes régions de l'œuf, sont également représentés : le premier, figures *78*, *79*, *80*, planche XVII, est vu du côté antéro-dorsal ; dans la moitié supérieure (antéro-dorsale) — figure *80* — les cellules sont déjà nettement

allongées dans la direction suivant laquelle se produira ultérieurement le cheminement des cellules-filles, tandis que dans l'autre moitié, postéro-ventrale — figure *79* — les blastomères montrent, à peine, extérieurement, l'indice de la future multiplication cellulaire ; le second, figures *73* et *74*, planche XVII, est observé du côté postéro-ventral. Il nous montre également, d'une façon très apparente, que dans les blastomères antéro-dorsaux, — figure *73*, — la division est beaucoup plus avancée que dans ceux de l'autre moitié de l'œuf — figure *74* —.

D'une façon générale on peut dire, d'après ces images, que les blastomères de la région équatoriale du stade *32*, se divisent par des plans méridiens, et que les blastomères des calottes polaires se divisent plus ou moins obliquement — la sphère s'accroît et le blastoderme s'étend dans tous les sens, de façon à conserver une forme plus ou moins sphérique —.

Au stade *64*, nous retrouvons, au pôle végétatif, les quatre grandes cellules qui indiquent encore nettement le caractère bilatéral, et permettent l'orientation, — figure *28*, planche XV —.

Stade 64 à 128. — Les figures *56* et *57* de la planche XVI, nous démontrent qu'on peut, à un moment donné du passage au stade *128*, voir toutes les *64* cellules en voie de division ; seulement, quand les cellules sont presque complètement divisées au voisinage du pôle animal, elles sont à peine étranglées au pôle végétatif. De plus, ce sont encore une fois les deux plus grosses cellules du pôle végétatif qui achèvent en dernier lieu leur division. Il en résulte, qu'ici, comme aux stades précédents, il y a toujours la même restriction à faire quant au *synchronisme* des multiplications cellulaires. On arrive de la sorte au stade *128*, représenté par la figure *58*, planche XVI. A ce moment, la paroi de la jeune blastula commence à prendre un caractère nettement épithélial. Ce caractère apparaît parfois, à des stades moins avancés, comme nous pouvons le voir dans les coupes optiques représentées par les figures *60* et *61* de la planche XVI.

Stade 256. — Je n'ai pas représenté de stade de passage à *256*, il est évident que, d'après la loi générale du mode de

segmentation, nous trouverions à un moment donné, un grand nombre de cellules en division, mais il est également certain, que la différence entre les cellules du pôle animal et celles du pôle végétatif, au point de vue de l'état d'avancement de la division, sera plus considérable encore qu'au stade précédent. La figure *59*, planche XVI représente le stade *256*, achevé, observé du côté gauche. On voit immédiatement que les cellules sont plus petites du côté antéro-dorsal, et ce même caractère s'observe dans la coupe optique du stade *128*, — figure *62*, planche XVI, — et du stade *256*, — figure *63*, planche XVI —.

Comme je l'ai dit précédemment, cette différence dans la dimension des cellules est visible dans la figure 49 de Wilson (31) et dans les figures 14 et 15 de Samassa (53) ; nous connaissons maintenant la cause de cette particularité.

Stade 512. — Je ne sais, s'il est nécessaire de parler d'un stade *512* ; il est certain toutefois que l'aplatissement de la blastula, signe précurseur de la gastrulation, peut se produire, avant que ce nombre de cellules soit atteint. Quoiqu'il en soit, il n'y a pas d'observations spéciales à faire quant au stade de passage, et nous pouvons considérer la segmentation comme terminée au stade *256*. Nous sommes en présence d'une blastula plus ou moins sphérique, dans laquelle les plus petites cellules siègent au pôle animal, les plus grandes au pôle végétatif ; si nous suivons un méridien quelconque, nous voyons les cellules augmenter insensiblement de volume, du pôle animal au pôle végétatif, et si nous considérons l'ensemble de la blastula, nous pouvons distinguer, en outre des deux pôles différents, deux faces latérales semblables et deux faces, antéro-dorsale et postéro-ventrale, dissemblables, les cellules étant, d'une façon générale, plus petites du côté antéro-dorsal que du côté postéro-ventral. Suivant un cercle latitudinal, les cellules vont en diminuant de volume, sur la face gauche et sur la face droite, depuis le méridien postéro-ventral jusqu'au méridien antéro-dorsal. Bref, nous retrouvons dans la blastula, la symétrie bilatérale que nous avons observée dans l'œuf fécondé, et que l'on peut retrouver probablement déjà avant la fécondation, avant

la copulation des produits sexuels, c'est-à-dire qu'elle serait déjà accusée dans l'œuf de l'*Amphioxus*, au moment de la formation du premier fuseau de direction.

Cavité de segmentation.

Conformément aux observations de Hatschek (11), la cavité de segmentation fait sa première apparition au stade *4* ; on peut dire, plus exactement, qu'elle est déjà indiquée au stade de passage de *2 à 4*. — figure *5*, planche XIV —. L'existence de cette cavité au stade *4*, est une conséquence de la forme plus ou moins sphérique des quatre premiers blastomères. Il est évident, qu'à la rigueur, elle pourrait disparaître complètement par accolement des blastomères, mais cela ne se produit jamais complètement. Il est à remarquer cependant que la cavité est surtout apparente au moment où la division en *4* vient de s'achever. Il arrive même souvent que pendant le court temps de repos, au stade 4, elle diminue plus ou moins d'étendue par accolement des blastomères, et dans la figure *3*, planche XVIII, nous voyons qu'elle peut parfois être fermée du côté du pôle animal, au moment où commence la division en *8*.

Aux stades suivants, la cavité de segmentation s'étend à mesure que les stades se succèdent, et d'après Hatschek (11) elle ne communiquerait avec l'extérieur que par deux orifices polaires, de grande dimension, au stade *16*, plus petits au stade *32*, et disparaissant ensuite, d'abord au pôle animal, puis au pôle végétatif.

Ces deux orifices n'ont aucune valeur morphologique spéciale, ce que personne du reste n'a soutenu ; ils ont absolument la même signification qu'un grand nombre d'autres orifices que l'on trouve à différents stades de la segmentation, en n'importe quel point de la surface. Ces orifices se montrent surtout au moment où les blastomères sont étranglés, pendant les passages d'un stade à un autre.

On n'a pas, jusqu'ici, attiré l'attention sur l'existence de ces orifices, mais on en aperçoit dans un grand nombre de figures

de WILSON (31), — figures *34, 35, 42, 47*, — on en voit aussi dans quelques dessins de SAMASSA (53), — figure *12* notamment, — et en feuilletant les planches qui accompagnent le présent mémoire, on en trouvera un grand nombre, — voir notamment les figures *17*, planche XIV, — *20*, planche XIV, — *45*, planche XV, — *48*, planche XVI, — *56, 57*, planche XVI, — *68, 69*, planche XVI, — *73, 74*, planche XVII.

L'orifice du pôle animal se ferme plus tôt que ne l'indique HATSCHEK (11) ; c'est ce que WILSON (31) et SAMASSA (53) ont généralement observé. Au stade *16*, l'orifice, quand il existe encore, est très petit et il n'est même plus visible, dans la majorité des œufs, au moment du repos, au stade *16*. Quand le passage à *32* commence à se produire, l'orifice apparaît de nouveau, mais on voit apparaître en même temps une série d'autres orifices, à la surface de l'œuf. L'orifice du pôle végétatif, peut également disparaître momentanément aux stades de repos *8*, *16* et *32*. Tout cela n'a du reste aucune importance, puisque ces orifices n'ont tous qu'une existence temporaire, et n'ont aucune valeur morphologique. Ce ne sont que des dispositions nécessitées ou déterminées par la forme étranglée que présentent les cellules, au moment du passage d'un stade à un autre. Ces orifices cessent de se produire, dès le moment où la paroi de la jeune blastula a pris un caractère épithélial. L'œuf représenté en coupe optique, par la figure 61, planche XVI, est un œuf à développement anormal, que j'ai dessiné à cause d'une particularité intéressante ; il montre excessivement bien la différence de dimension entre le blastomère qui se trouve au bord postéro-ventral et celui qui est au bord antéro-dorsal. — L'orifice était ici, anormalement persistant, au pôle végétatif.

Segmentation typique et atypique.

J'ai décrit les phénomènes de la segmentation de l'œuf d'*Amphioxus*, avec la conviction que les choses se passent conformément à cet exposé, dans les cas où l'on se trouve en présence de pontes normales et où le développement n'a pas été contrarié ou modifié par quelque cause extérieure.

WILSON (31) fait remarquer que pour isoler les blastomères, aux premiers stades de la segmentation, il faut agiter *légèrement*, au risque de désagréger les cellules par une agitation plus violente — " The eggs should be *gently* shaken.... violent „ shaking, such as is necessary in the case of *Echinus*, comple- „ tely disintegrates the blastomeres of *Amphioxus*. „ — page 587 —. On comprendra donc aisément, qu'il ne sera pas rare d'obtenir, sinon des blastomères détachés, au moins des blastomères déplacés, quand on est obligé de se procurer les matériaux dans les conditions où l'on se trouve généralement. Dans l'énorme quantité de matériaux que j'ai obtenus et examinés, j'ai certainement rencontré les dispositions les plus variées, et des groupements parfois bizarres des blastomères. J'ai tâché de dégager de tout cela, ce qui m'a paru normal et régulier, et j'espère avoir réussi à rester dans le vrai.

J'ai remarqué du reste, que quand j'observais dans les pontes recueillies, beaucoup d'œufs que je considérais comme anormaux et que je laissais tout de même se continuer le développement, je trouvais le lendemain ou le surlendemain des larves absolument difformes, présentant les aspects les plus variés tant par leur forme que par leur dimension.

La segmentation telle que je l'ai exposée dans les pages qui précèdent, je la considère comme le développement *typique*, dans le sens que ROUX (78) a attaché à ce mot, et qu'il a défini dans les termes suivants : " Die typische Entwicklung ist „ wesentlich **Selbstentwicklung** des befruchteten Eies, und „ kann annähernd rein, nur bei volkommen typischer Beschaffen- „ heit der Geschlechtsprodukte und bei **Ausschluss aller** zur „ Hervorbringung der typischen Gestaltungen nicht **unbe-** „ **dingt nötigen** gestaltenden aüsseren Einwirkungen auf das „ Ei, stattfinden „.

Parmi les œufs anormaux ou atypiques, j'en ai rencontré un certain nombre qui présentent un certain intérêt, au point de vue des théories qui ont été émises, à la suite d'un grand nombre de recherches expérimentales entreprises sur les œufs d'*Amphibiens*, d'*Echinodermes*, de *Nemertiens*, de *Cténophores*,

de *Mollusques* et même d'*Amphioxus*, notamment au sujet des rapports entre le plan médian de l'œuf et le premier plan de segmentation, et au sujet de la capacité évolutive de chacun des premiers blastomères. Les résultats de ces nombreux et intéressants travaux, ont permis d'entrevoir le jour où l'on pourra prendre une position plus ou moins définitive entre ces deux extrêmes qui sont d'une part la théorie de la mosaïque stricte de Roux (30) et d'autre part celle de l'équivalence totale et originelle des blastomères, de O. Hertwig (29) et de Driesch (21).

J'ai rencontré ces œufs dans des matériaux conservés, et je n'ai pas eu, par conséquent, l'occasion d'en poursuivre le développement ultérieur. Je n'en parlerai donc pas longuement.

Je crois que ces œufs peuvent être appelés *atypiques*, encore une fois dans le sens attribué à ce mot par Roux (78), parce que le premier plan de segmentation, qui typiquement ou normalement, correspond, comme nous l'avons vu, chez l'*Amphioxus*, au plan de symétrie de l'œuf, ne semble pas occuper cette position dans les œufs en question.

Dans l'œuf représenté par la figure *86*, planche XVII, l'étranglement est plus rapproché d'un bout que de l'autre et le résultat de la division serait la production de deux premiers blastomères inégaux.

Un autre œuf — figure *87*, planche XVII, est arrivé au stade *2*, et les blastomères sont inégaux. D'après la dimension relative des deux parties de l'œuf, on peut supposer que, dans ces deux cas, le premier plan de segmentation, s'il est méridien, est en même temps perpendiculaire ou oblique par rapport à la direction du premier plan typique.

Un autre cas est représenté par la figure *88*, planche XVII ; nous trouvons ici quatre blastomères en division ; mais la différence entre les grands et les petits est tellement considérable, que l'on ne pourrait obtenir une forme semblable, qu'en admettant que le premier plan ait été latitudinal et que la première division ait eu pour résultat de séparer l'une de l'autre les deux parties de l'œuf qui ultérieurement donnent naissance, dans les cas normaux l'une aux quatre micromères, l'autre aux quatre macromères du stade huit.

Nous n'en dirons pas davantage, au sujet de ces œufs, il suffira de les avoir signalés, et peut-être un jour, les œufs atypiques de l'*Amphioxus* pourront être l'objet de recherches poursuivies.

Conclusions. Les conclusions principales qui se dégagent de cette étude de la segmentation de l'œuf d'*Amphioxus* sont les suivantes :

1° L'œuf d'Amphioxus présente une symétrie bilatérale et le premier plan de segmentation correspond, normalement, au plan médian de l'œuf.

2° Suivant le plan médian, l'œuf se divise en deux premiers blastomères égaux, représentant l'un la moitié droite, l'autre la moitié gauche de la blastula.

3° Le second plan de segmentation, perpendiculaire au premier, est également méridien; chacun des deux premiers blastomères se divise en parties inégales, de sorte qu'au stade 4, il y a deux blastomères plus petits et deux autres plus grands.

4° D'après l'orientation donnée à l'œuf, en rapport avec l'orientation à donner à la gastrula, en prenant comme point fixe, le second globule polaire, les deux petits blastomères, du stade 4, sont antéro-dorsaux, les deux plus grands sont postéro-ventraux.

5° Pendant tous les stades ultérieurs de la segmentation, les cellules de la moitié antéro-dorsale seront toujours, d'une façon générale, plus petites que celles de la moitié postéro-ventrale ; — jusqu'à la fin de la segmentation, suivant n'importe quel méridien, les cellules vont en diminuant progressivement de volume, du pôle végétatif, vers le pôle animal ; — à tous les stades de la segmentation les faces latérales, droites et gauches sont semblables ; — par conséquent, la symétrie bilatérale est conservée et se retrouve dans la blastula.

Gastrulation.

La gastrulation, chez l'*Amphioxus*, a fait l'objet de nombreuses recherches, et l'accord est encore loin d'exister entre

les opinions des différents auteurs. Ce qui a été notamment la cause de ces controverses, c'est que pour arriver à des résultats exacts et concluants, on se trouve dans la nécessité absolue, de pouvoir orienter les objets d'une façon bien déterminée et constante, d'après des points de repère constants ou sûrs.

Kowalevsky (4), dans son travail fondamental sur le développement de l'*Amphioxus*, a donné la première description de la gastrulation. Il donne un exposé sommaire des phénomènes qui se passent pendant cette période du développement. A la fin de la segmentation, l'embryon est formé par une couche unique et uniforme de cellules, délimitant une grande cavité de segmentation. Un des hémisphères s'aplatit, l'invagination commence et se poursuit peu à peu ; la cavité de segmentation est réduite progressivement et lorsqu'elle est à peu près effacée, par accollement des deux couches de cellules, ou feuillets germinatifs — (Keimblättern) —, la couche interne formée maintenant de cellules plus grandes, délimite une grande cavité de nouvelle formation, — (central Hohlraum) — communiquant avec l'extérieur par un orifice — (Analöfnung) — qui, d'abord très grand, se rétrécit progressivement. Plus tard la larve s'allonge, et l'orifice, de plus en plus petit, se rapproche de la face supérieure — (dorsale, *d'après le texte*) —.

Dans l'exposé de Kowalevsky (4) il n'est pas dit explicitement que l'axe de la gastrula correspond à l'axe de l'embryon. Les seuls passages qui puissent faire supposer, que telle était la conviction de l'auteur, sont les suivants : 1°, dans le texte, " Der Embryo hat jetzt die Form einer etwas in die Länge „ gezogenen Hohlkugel angenommen „ : et 2°, dans l'explication des planches, " Fig. 17. — Der Embryo hat sich bedeutend „ in die länge gezogen „.

Il est à remarquer d'autre part, que dans l'explication de la figure 9, l'auteur dit également : " Das Ei zieht sich etwas in „ die Länge „. Or, il ne s'agit évidemment pas *ici*, d'un allongement dans l'axe du futur embryon.

C'est donc à bon droit, que Morgan (57) a déjà fait observer, que, si les auteurs plus récents ont attribué au célèbre natura-

liste russe, l'opinion que l'axe de la gastrula correspond à l'axe de l'embryon, et que l'invagination se poursuit radiairement et symétriquement, " Yet Kowalevsky's description is so very „ brief, that we can only infer this to be his meaning „ — p. 587 —.

Les renseignements fournis par Hatschek (11) sur la gastrulation chez l'*Amphioxus*, sont beaucoup plus détaillés et plus précis. D'après cet auteur, la cavité de segmentation disparaît par suite de l'invagination progressive d'une partie de l'hémisphère végétatif de la blastula. — environ 1/3 du blastoderme —. Il en résulte un embryon en forme de calotte, — (Mützenförmig), — formé par deux couches de cellules, l'endoderme et l'ectoderme. Dans ce processus d'invagination les grandes cellules joueraient le rôle actif ; les multiplications cellulaires cesseraient de se produire pendant cette période du développement. L'auteur fait observer, que l'étude des stades de fermeture du blastopore n'est pas commode, *surtout à cause de la difficulté d'orienter tous les œufs, de la même façon.* On peut résumer les conclusions de Hatschek (11) par les points suivants : 1° l'axe de l'embryon futur fait un angle aigu avec la ligne des pôles de la blastula ; 2° le grand orifice blastoporique primitif se trouve tout entier dans la région dorsale future, et un point du bord de l'orifice correspond à l'extrémité postérieure ; 3° la fermeture du blastopore progresse d'avant en arrière et il n'en reste finalement que la partie postérieure placée un peu dorsalement.

4° la symétrie bilatérale devient très évidente, quand la face dorsale s'aplatit.

5° on ne peut observer directement la fermeture du blastopore, le long de la médio-dorsale, mais on peut admettre la soudure, en considérant attentivement les stades successifs.

Lwoff (34) a publié en 1892, une communication préliminaire et en 1894, un mémoire " *in extenso* „ ; dans ces travaux, il expose, au sujet de la gastrulation de l'*Amphioxus*, des vues notablement différentes de celles de Hatschek (11). Je crois qu'il est utile de résumer succinctement, de cet important mémoire, la partie qui a trait à la gastrulation.

D'après Lwoff (34), il n'y a pas d'arrêt dans la multiplication cellulaire : pendant la gastrulation, les mitoses sont surtout abondantes du côté qui devient dorsal, et particulièrement au bord du blastopore. En ce point, l'ectoderme s'infléchit en dedans, et il se montre formé, dans cette portion infléchie, de deux couches de cellules ; certaines cellules deviennent arrondies en s'isolant plus ou moins des voisines. L'ectoderme intervient dans la constitution de la voûte de la cavité gastruléenne.

Déjà, à un moment de la segmentation, le rôle des petites cellules devient plus actif ; les micromères se divisent plus vite que les macromères, d'où $^2/_3$ de micromères et $^1/_3$ de macromères dans la blastula. La limite n'est pas tranchée, mais il y a des micromères et des macromères, en d'autres termes de l'ectoderme et de l'endoderme, à distinguer dans la blastula.

L'invagination peut s'expliquer par la multiplication plus rapide des micromères, qui jouent un rôle plus actif que les macromères. A la limite entre ectoderme et endoderme, les multiplications déterminent des déplacements cellulaires qui amènent l'invagination des macromères. L'invagination commence là, où la différence, entre énergies d'accroissement, est la plus grande, entre les deux sortes d'éléments. La concentration de l'activité au bord dorsal futur, explique la dissymétrie radiée.

Tandis que en d'autres points les cellules endodermiques s'invaginent, au bord dorsal futur les cellules ectodermiques s'invaginent aussi, pour former la voûte archentérique. L'endoderme tapisse le plancher et les côtés de la cavité archentérique.

Pour Lwoff (34) cette invagination ectodermique ne se produit que du côté de la lèvre dorsale ; sur une coupe transversale de la gastrula, la voûte archentérique est formée de cellules plus basses, plus claires, moins riches en vitellus. Peut-être, quelques cellules endodermiques restent dans la partie antérieure de la voûte.

En même temps le bord dorsal d'inflexion s'accroît d'avant en arrière et ferme progressivement le blastopore, primitivement grand et dirigé en arrière, d'où une gastrula bilatérale

symétrique. La multiplication et le déplacement des cellules ectodermiques sont donc la cause de l'invagination et de la fermeture du blastopore. L'auteur n'admet pas la concrescence. —Tout cela ne me paraît pas très clair; du moment que le blastopore est dirigé en arrière ; on ne comprend pas bien, comment d'une part, se fait la fermeture de ce grand orifice par extension d'avant en arrière du bord dorsal, ni comment, d'autre part, l'extension de ce bord et l'inflexion fournissent la paroi dorsale de l'embryon. Si, pendant la fermeture du grand orifice, *postérieur*, la lèvre dorsale avance plus vite que le reste du bord de l'orifice, l'orifice réduit ne se trouvera plus dorsalement placé, mais plutôt ventralement.

LWOFF (34) dit à la page 65 : " Zugleich wächst der dorsale „ Umschlagsrand nach hinten, und Hand in Hand damit, wird „ der ursprünglich weite, nach hinten offene Gastrulamund „ allmählich geschlossen. „ et à la page 71, : " Der weite „ nach hinten gekehrte Gastrulamund des *Amphioxus*, wird „ also meinen Beobachtungen zufolge von allen Seiten geschlossen, indem der dorsale Rand desselben *bedeutend* nach „ hinten wächst, der ventrale Rand *etwas* (¹) nach oben geschoben wird und die seitlichen Ränder zugleich entgegen„ wachsen. Wass vonn den weiten Gastrulamunde übrig bleibt, „ ist auf solche Weise, streng genommen, keineswegs der „ hintere Theil desselben. „

D'après LWOFF (34), la voûte ectoblastique de l'archenteron est l'ébauche de la notochorde et du mésoblaste ; les cellules endodermiques participent, un peu, latéralement, à la formation du mésoblaste, et quelques cellules endodermiques interviennent, peut-être, dans l'édification de l'extrémité antérieure de la notochorde.

Le reste de l'endoderme fournit la paroi intestinale.

LWOFF (34) distingue dans la gastrulation de l'*Amphioxus*, un *processus palingénétique* : invagination de cellules endo-

---

(¹) Ces deux mots n'étaient pas soulignés dans le texte de l'auteur

dermiques formant l'ébauche de l'intestin ; et un *processus cénogénétique* : invagination de cellules ectodermiques, au bord dorsal du blastopore, pour la formation de la notochorde et du mésoblaste.

La gastrula de l'*Amphioxus*, dit l'auteur, n'est pas une *archigastrula*, mais plutôt une *amphigastrula*.

De l'ensemble de ses observations, LWOFF (34) conclut à ce que le *processus palingénétique* prend de moins en moins d'importance dans la série des Vertèbres (se produisant cependant par épibolie), tandis que le *processus cénogénétique* s'accuse de plus en plus, et arrive à son apogée chez les *Amniotes*.

EISMOND (33) n'a pas fait d'observations originales ou personnelles sur la gastrulation ; dans ses considérations théoriques, il se base notamment sur l'exposé de LWOFF (34).

SOBOTTA (46) a publié, en 1897, une note sur la gastrulation chez l'*Amphioxus* ; il trouve, contrairement à LWOFF (34), qu'il n'y a pas de différence entre la voûte et le plancher de la cavité archentérique, pendant les premiers stades de gastrulation ; il n'admet pas la concrescence, il pense que tout le pourtour du blastopore intervient, également, dans le rétrécissement de l'orifice ; enfin, il laisse indécise la question de correspondance entre les axes de la gastrula et de l'embryon.

En 1898 ont encore paru trois publications, dans lesquelles il est question de la gastrulation chez l'*Amphioxus*. Ce sont celles de KLAATSCH (48) de MAC BRIDE (49) et de SAMASSA (53). La même année, GARBOWSKY (47) a publié une note dans laquelle il développe des considérations théoriques — " Auf théoritische Ziele gerichtete Studien „, p. 475.

KLAATSCH (48) a fait, incidemment, quelques observations sur la fermeture du blastopore. Il déclare lui-même, que son étude ne porte que sur quelques stades, et qu'il n'a pas eu besoin de faire des coupes pour arriver à trancher la question. De plus, l'auteur fait remarquer que : " bei factischen Längsschnitten aber, sind Fehlerquellen, *bei der grössen schwierigkeit, genaue Medianschnitte zu erlangen*, nicht ausgeschlossen „ p. 232. En effet, l'orientation de la plupart des objets figurés

par l'auteur, est loin d'être exacte, et chose curieuse, l'auteur n'admet pas — contrairement à LWOFF (34) — l'inflexion ectodermique au bord antérieur du blastopore, tandis qu'il pense pouvoir admettre semblable inflexion au niveau des bords postérieur et latéraux. Il a en vain cherché un gastrularaphé et n'admet pas la concrescence.

MAC BRIDE (49) a certainement fait ses observations sur des matériaux en mauvais état de conservation. Cela ressort avec évidence de l'examen des figures qui accompagnent ce mémoire. Il ne trouve pas de différence entre les cellules de la voûte et du plancher de la cavité archentérique ; quant au mode de fermeture du blastopore, l'orifice se rétrécirait, surtout, par relèvement de la lèvre ventrale, tandis que, contrairement à l'assertion de HATSCHEK (11), la lèvre dorsale resterait relativement stationnaire.

SAMASSA (53) a fait une série d'observations intéressantes. Il fait notamment observer : 1° que, pendant l'invagination, l'orientation des embryons est possible, grâce à cette circonstance que le côté dorsal est formé de plus petites cellules que le côté ventral ; c'est-à-dire que l'ensemble a une symétrie bilatérale ; 2° que l'invagination est au début excentrique, en ce sens que la cupule formée par les cellules invaginées, est plus rapprochée du côté dorsal ; 3° que la position du globule polaire, par rapport au blastopore est un point de repère précieux, dans l'étude du mode de fermeture du blastopore ; 4° que dans la grande majorité des cas, le plus grand diamètre, de l'orifice blastoporique, est transversal.

Nous aurons à revenir sur ces remarques de l'auteur.

SAMASSA (53) admet que le blastopore siège primitivement en arrière, que l'axe de la blastula devient l'axe de la larve et que la fermeture du blastopore se fait uniformément sur tout le pourtour.

Il me reste à dire un mot du mémoire de MORGAN et HAZEN (57) qui est certes un des plus importants, principalement au point de vue de l'étude histologique.

Ces auteurs démontrent notamment que les cellules de la

voûte de la cavité archentérique, présentent des caractères très différents de celles du plancher. Ils exposent nettement l'état de la question de la fermeture du blastopore, en illustrant d'abord par une série de figures schématiques les différentes manières de voir des auteurs antérieurs, et en prenant ensuite position dans la question, en donnant leur opinion. Ils admettent que l'orifice blastoporique est dirigé primitivement en arrière et que la fermeture se fait uniformément, de toutes parts, jusqu'au moment où l'orifice est déjà très réduit : finalement, l'orifice deviendrait excentrique, par suite d'un accroissement plus rapide de la lèvre ventrale.

Observations personnelles — Dans cette étude des phénomènes de gastrulation et de la fermeture du blastopore, je me suis attaché spécialement à éliminer, autant que possible, les causes qui pourraient induire en erreur, dans les observations. Avant tout, je n'ai utilisé que des objets, *parfaitement orientés*, tant pour l'examen " *in toto* ", que pour la confection de coupes microscopiques. C'est surtout, pour cette partie de mon travail que la méthode d'orientation, que j'ai exposée plus haut, m'a rendu les plus grands services.

Avant de commencer l'exposé proprement dit, je dois faire quelques observations générales.

1° Samassa (53) a attiré l'attention sur l'importance de la position du globule polaire par rapport au bord du blastopore. — Malheureusement, l'auteur n'a trouvé ce globule, dans les matériaux frais, que jusqu'à un stade relativement peu avancé et il n'a jamais pu retrouver ce globule dans des matériaux conservés, pas plus sur des objets entiers que sur des coupes microscopiques. — Le fait que j'ai retrouvé ce second globule polaire (parfois même le premier) dans un grand nombre d'œufs, tant sur le frais que dans du matériel fixé, dans des objets in toto et dans des coupes microscopiques, aux différents stades de la segmentation, de la gastrulation, et même jusqu'au moment où le blastopore, très rétréci, siège à l'extrémité postérieure,

du côté du dos de la larve, ce fait, dis-je, semble indiquer que mon matériel a été fixé convenablement et traité avec soin. La place du second globule polaire pouvant être considérée comme représentant un point voisin du pôle animal, et comme il n'y a pas de raison de supposer que ce globule pourrait s'éloigner sensiblement de ce pôle, pendant les phénomènes de segmentation ou de gastrulation, il en résulte que nous pouvons considérer ce point comme fixe, et que nous pouvons attribuer à la situation de ce globule, par rapport au bord du blastopore, une grande importance dans l'étude du mode de fermeture de cet orifice.

2° Samassa (53) a observé que, dès le début de l'invagination, la symétrie des embryons, aux différents stades, est bilatérale, parce que les cellules de la paroi sont plus petites du côté dorsal. — Nous avons vu dans l'exposé de la segmentation, la raison d'être de cette différence de dimension entre les cellules ventrales et dorsales, ou plutôt, pour nous conformer à la terminologie employée précédemment, entre les cellules postéro-ventrales et antéro-dorsales. La raison de ce fait, réside en ce que les blastomères sont plus petits du côté antéro-dorsal. D'après notre étude de la segmentation cette différence existe à partir du stade 4, et se maintient à tous les stades.

3° Kowalevsky (4) avait déjà remarqué, que la cavité de segmentation ne disparaissait qu'assez tardivement, — voir la figure *16* ; — tous les auteurs, à l'exception de Hatschek (11) ont également signalé ou figuré cette particularité. Je suis arrivé à la conclusion, que, conformément à l'avis de Morgan et Hazen (57), la cavité persiste plus longtemps du côté ventral et qu'elle disparaît en dernier lieu au voisinage de la lèvre postéro-ventrale du blastopore.

4° A partir d'un stade relativement peu avancé, la face dorsale de l'embryon, devient reconnaissable, par son aplatissement ; la face ventrale reste, au contraire, nettement convexe.

5° L'examen par transparence, de larves amenées dans le mélange de collodion et d'essence de girofles, permet de reconnaître la face dorsale de l'embryon, par ce fait, qu'à partir d'un certain moment, la voûte de la cavité archentérique est constituée

par des cellules contrastant, par leur forme et leur dimension, avec les cellules qui se trouvent au plancher de l'archenteron.

Par tous ces caractères ou par la combinaison de quelques-uns d'entr'eux, il devient très aisé d'orienter d'une façon exacte les embryons d'*Amphioxus*, à tous les moments de l'invagination gastruléenne et de la fermeture du blastopore.

Nous allons examiner successivement trois séries d'objets. La première série consiste en un certain nombre *d'embryons entiers*, dont les douze premiers sont orientés de façon à diriger la face dorsale vers l'observateur, et dont les trois derniers sont au contraire vus du côté de l'extrémité postérieure. — Figures 5 à 19, Planche XVIII.

La seconde série nous montre une succession de stades, sur des embryons examinés et représentés *en coupe optique* — Figures 1 à 12, Planche XIX ; et la troisième série nous montre une douzaine de *coupes sagittales médianes* (à l'exception de la figure 2, Planche XX) — Figures 13 à 16, Planche XIX ; Figures 1 à 8, Planche XX.

Dans la deuxième et dans la troisième série, l'orientation est telle, que, dans les dessins, la face dorsale est dirigée en haut, l'extrémité postérieure à droite ; tous ces objets sont donc représentés comme étant observés du côté gauche. Leur orientation est, en somme, conforme à celle que nous avons déjà donnée aux stades de segmentation dans les figures 30 à 63, planches XV et XVI, afin de permettre au lecteur de faire aisément la comparaison.

Pour la facilité de l'exposé de cette partie du développement, je crois utile de commencer par la description des coupes optiques représentées sur la planche XIX.

La figure 1, planche XIX, nous montre la coupe optique d'une blastula examinée du côté gauche. Le second globule polaire, qui est situé au pôle animal, où en un point très voisin de ce pôle, se trouve placé à la limite entre la face ventrale et la face antérieure. L'aplatissement de l'hémisphère végétatif est indiqué, et l'on constate que les cellules qui constituent la paroi postéro-ventrale sont plus grandes que celles qui forment la paroi antéro-dorsale.

Dans la figure suivante, l'aplatissement est beaucoup mieux marqué, et dans la figure 3, planche XIX, nous trouvons une disposition particulière au niveau du bord antéro-dorsal de la région aplatie. Cette particularité consiste en ce que, nous trouvons un certain nombre de cellules, plus ou moins isolées les unes des autres, qui ont pris une forme plus ou moins arrondie.

Un fait analogue a été signalé par Lwoff (34), qui a attribué cette apparence singulière, à une active multiplication cellulaire en ce point du blastoderme. Klaatsch (48) a également attiré l'attention sur l'irrégularité d'une portion du bord du blastopore, seulement, il a mal orienté les embryons, et il prétend que cette disposition particulière des cellules siège au bord postérieur — c'est-à-dire postéro-ventral —. Je crois pouvoir admettre avec Lwoff (34) que l'activité qui règne en cette région, à ce moment du développement, est réellement la cause de cette irrégularité dans la paroi de l'embryon ; les mitoses sont particulièrement abondantes en ce point, comme nous le verrons dans les coupes réelles — fig. *13* et *14*, pl. XIX, et c'est ce qui détermine, passagèrement, la forme plus ou moins sphérique des cellules.

Les figures *4*, *5*, *6*, planche XIX, sont intéressantes, en ce qu'elles nous montrent nettement, qu'à la suite de l'aplatissement, se produit une dépression, et que celle-ci s'accuse d'abord, conformément aux observations de Samassa (53), au voisinage du bord antéro-dorsal, et non pas au milieu, de la zone aplatie. Nous voyons qu'un certain nombre de petites cellules sont entraînées vers l'intérieur, et que ces petites cellules tapissent, du côté antéro-dorsal, l'encoche produite par la dépression. Du côté postéro-ventral, les grosses cellules semblent, si l'on peut ainsi s'exprimer, opposer une certaine résistance à l'inflexion, et cette partie de la zone aplatie ne se déprimera que plus tard et progressivement.

Il est à remarquer, notamment dans la figure *6*, planche XIX, que, lorsque l'encoche est nettement indiquée, au voisinage du bord antéro-dorsal, le globule polaire est plus rapproché du sommet de la courbure antéro-dorsale que de celui de la courbure

postéro-ventrale ; cela deviendra encore beaucoup plus frappant, aux stades qui suivront immédiatement, figures *7* et *8*, planche XIX ; c'est là une observation qui a son importance, dans la discussion de la question de savoir : quelle est la portion de la paroi de la blastula qui est entraînée vers l'intérieur, pendant l'invagination gastruléenne.

A ce moment, l'orifice d'invagination s'élargit, dans toutes les directions, sur le pourtour de l'orifice, de sorte que le bord antéro-dorsal lui-même se déplace pendant un petit temps, vers l'avant, pour ne commencer qu'un peu plus tard, à s'étendre vers l'arrière.

Notons également, que l'on peut toujours observer une différence dans la dimension des cellules, qui sont plus petites du côté antéro-dorsal, que du côté postéro-ventral. Ceci est surtout apparent au voisinage des courbures — figures *4, 5, 6*, planche XIX.

Signalons en outre le fait, que la cavité de segmentation est effacée progressivement, mais d'une façon très asymétrique, sur le pourtour de la partie invaginée. Cette cavité disparaît beaucoup plus rapidement dans la lèvre antéro-dorsale, et cela, précisément, à cause de la situation excentrique de la dépression. Il suffit pour s'en rendre compte, de jeter un coup d'œil sur la série des images représentées par les figures *4, 5, 6, 7, 8, 9, 10*, pl. XIX. Dans cette succession de stades, représentés en coupe optique, la cavité disparaît assez tardivement dans la lèvre dorsale ; les embryons ici représentés ont été choisis, surtout, *parce que le globule polaire s'y trouvait* comme point de repère précieux pour l'orientation. Dans la série de coupes réelles nous verrons d'une façon beaucoup plus évidente encore, que la cavité de segmentation reste souvent très développée dans la lèvre postéro-ventrale, alors qu'elle est déjà complètement effacée, du côté antéro-dorsal, par accollement de la paroi invaginée à la paroi extérieure.

Dans la suite du développement, nous observons ce fait important, que le globule polaire se trouve de plus en plus éloigné du bord antéro-dorsal du blastopore — figures *9, 10*,

11, 12, planche XIX. Cela ne peut s'expliquer qu'en admettant que pendant le rétrécissement progressif de l'orifice blastoporique, la lèvre antéro-dorsale gagne d'avant en arrière, tandis que la lèvre postéro-ventrale demeure *relativement* stationnaire. Ce n'est qu'à la fin, au stade représenté par la figure *12*, planche XIX, que nous observons une plus grande distance entre le globule polaire et la lèvre postéro-ventrale. En effet, c'est à ce moment, pendant le passage du stade de la figure *11* à celui de la figure *12*, que se manifeste une modification particulière et assez rapide dans cette région. Cette modification correspond pour ainsi dire, à la disparition de la cavité de segmentation dans la lèvre postéro-ventrale.

Une série d'auteurs ont signalé, à ce stade, un cheminement de la lèvre ventrale vers la face dorsale, et, en effet, dans la figure *12*, la lèvre postéro-ventrale s'est relevée vers la face dorsale de l'embryon, et au niveau de cette lèvre nous voyons que la couche interne est maintenant formée, sur une certaine étendue, par des petites cellules. Dans cette série de coupes optiques, les noyaux ont été représentés par de simples ronds, parce qu'il n'est pas commode, de se rendre compte des caractères histologiques, d'après l'examen des embryons entiers, par transparence. Les coupes réelles nous seront, à ce point de vue, d'un plus grand secours, parce qu'elles nous donneront plus ou moins la raison d'être de ces aspects progressifs des coupes optiques.

Au stade représenté par la figure *13*, de la planche XIX, la blastula est aplatie dans l'étendue de l'hémisphère végétatif. Les cellules sont au repos, sur tout le pourtour de la cavité de segmentation ; ce n'est que dans l'étendue de la future lèvre antéro-dorsale que l'on observe des mitoses. Dans la figure suivante *14*, planche XIX on constate également, que les karyokinèses sont particulièrement abondantes dans cette même région, et, sans vouloir entendre par là qu'il se produise un arrêt de développement dans le reste de l'embryon, je crois devoir admettre avec Lwoff (34) que c'est dans cette multiplication active des cellules qu'il faut trouver une des causes détermi-

nantes de l'invagination. L'inflexion se produira plus facilement dans cette région, où les cellules étaient déjà primitivement plus petites et moins riches en deutoplasme, et où ces caractères s'accentuent encore par une multiplication plus rapide. Quelques petites cellules prennent part à l'inflexion, et permettent ainsi la dépression de la zone aplatie, formée par les grandes cellules riches en deutoplasme, qui opposait une certaine résistance à l'invagination gastruléenne. C'est ce qui peut nous expliquer également la position excentrique de l'encoche qui est le premier indice de l'invagination — figure *15*, planche XIX.

Aux stades suivants, — figures *16*, planche XIX et *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, planche XX, nous observons :

En premier lieu, la disparition progressive de la cavité de segmentation, phénomène qui marche de pair, avec l'extension progressive de la cavité archentérique.

En second lieu, nous voyons que la distance qui sépare le second globule polaire de la lèvre antéro-dorsale du blastopore, est de plus en plus grande dans la série des figures indiquées, tandis que la distance entre ce globule et la lèvre postéro-ventrale reste sensiblement la même jusqu'au stade représenté par la figure *3*, planche XX, pour n'augmenter qu'aux derniers stades représentés, pendant que se produit d'une part la disparition du dernier vestige de la cavité de segmentation et d'autre part, l'inflexion d'une série de petites cellules au niveau de la lèvre postéro-ventrale.

En troisième lieu, les caractères histologiques des grandes cellules, de l'hémisphère aplati de la blastula, se maintiennent dans une certaine région de la partie invaginée, et cette région, d'apparence très caractéristique, nous la retrouvons, avec les mêmes caractères, au plancher de la cavité archentérique, au moment où la cavité de segmentation a complètement disparu, — figures *7* et *8*, planche XX.

En quatrième lieu, la voûte de la cavité archentérique est constituée par des cellules plus petites et moins riches en deutoplasme, dès le moment où la dépression se dessine, pour

constituer l'encoche primitive ; ces caractères se maintiennent dans toute la voûte archentérique, jusqu'aux derniers stades représentés.

En cinquième lieu, on observe des mitoses abondantes au niveau du bord postérieur du blastopore, — figures *4* et *5*, planche XX, — au moment où la cavité de segmentation s'efface dans la lèvre postéro-ventrale, et ces karyokinèses continuent à se produire, nombreuses, dans cette région, pendant que s'y accomplissent, d'une façon concommitante, l'apparition d'une série de petites cellules dans la paroi invaginée et le cheminement de la lèvre postérieure vers la face dorsale de l'embryon.

En sixième lieu, le grand nombre de karyokinèses et parfois l'orientation des figures mitosiques, au niveau de la lèvre antéro-dorsale, semblent indiquer que cette activité particulière dans la multiplication cellulaire joue un rôle actif dans le phénomène de l'invagination et j'admets avec Lwoff (34) qu'un certain nombre de petites cellules sont amenées vers l'intérieur, tout au moins au début du phénomène d'inflexion, lors de la formation de la première encoche.

En septième lieu, les mêmes particularités histologiques s'observent plus tard au niveau de la lèvre postéro-ventrale, — figure *5* , planche XX.

Enfin, en huitième lieu, la figure *2*, planche XX, qui représente une coupe, parallèle au plan médian, intéressant la paroi latérale de l'archenteron, montre clairement qu'on trouve parfois de nombreuses mitoses au voisinage du bord latéral du blastopore ; la figure *2*, planche XXII, qui représente une coupe frontale, oblique, passant, en arrière, au niveau des bords latéraux du blastopore et, en avant, au niveau de la partie antérieure du plancher de l'archenteron, nous permet également de constater l'existence de mitoses sur les bords droit et gauche du blastopore.

Je crois pouvoir conclure de toutes ces observations, qu'il se produit une inflexion de petites cellules, sur tout le pourtour du blastopore, mais que cette inflexion se fait plus tôt au niveau de la lèvre antéro-dorsale, pour s'étendre ensuite, pro-

gressivement sur les bords latéraux et gagner en dernier lieu la lèvre postérieure. La dépression de la plaque de grandes cellules se fait au fur et à mesure que l'inflexion des petites cellules progresse vers le bord postéro-ventral. Pendant ce temps, la cavité de segmentation s'efface de plus en plus et en même temps la lèvre antérieure du blastopore gagne d'avant en arrière, les lèvres latérales s'étendent vers l'arrière et vers la face dorsale, et enfin la lèvre postéro-ventrale se relève et se rapproche de la face dorsale.

C'est en tenant compte de ces phénomènes, que nous pourrons nous expliquer les aspects successifs que nous allons rencontrer dans une série d'embryons, examinés " *in toto* ", du côté de la face dorsale ou du côté de l'extrémité postérieure.

Les douze premiers, des embryons représentés, sont orientés de façon à tourner la face dorsale du côté de l'observateur. Pour bien se rendre compte de cette orientation, il est bon de comparer ces figures avec les coupes optiques et avec les coupes réelles des planches suivantes. Par exemple : pour la figure *5*, planche XVIII, qui se rapporte au stade où la dépression commence sous forme d'une encoche, on peut faire la comparaison avec les figures *5* et *14*, de planche XIX, qui représentent des objets du même stade. Les flèches placées au dessus de ces deux dernières figures, indiquent dans quelle direction sont observés les embryons représentés " *in toto* " sur la planche XVIII.

Nous voyons que cette dépression apparaît, excentriquement placée, sur la zone aplatie de la blastula, sous forme d'une petite encoche plus nettement limitée du côté antéro-dorsal que du côté postéro-ventral. Le plancher de l'encoche se continue insensiblement dans la zone aplatie, qui est dirigée obliquement de haut en bas et d'avant en arrière. Au stade suivant, la dépression s'approfondit, et prend plutôt la forme d'un cul-de-sac, dont le bord devient plus net du côté postéro-ventral. La zone aplatie est déjà un peu bombée ; l'orifice d'invagination, qui a débuté sous forme d'une fente, allongée transversalement, et limitée d'abord nettement d'un seul côté

— (antéro-dorsal) —, a pris maintenant l'aspect d'un trou ovalaire dont le bord est devenu plus net, sur tout le pourtour. Il est à remarquer que le bord antéro-dorsal de l'orifice s'est rapproché de l'extrémité antérieure, ce qui provient de ce que la dépression s'est élargie dans tous les sens, en même temps qu'elle s'est approfondie.

Un peu plus tard, le bord postérieur de l'orifice change d'aspect, on y voit apparaître une échancrure, dont le fond se dirige en arrière ; l'orifice, encore petit, est devenu plus ou moins cordiforme. La dépression va maintenant progresser, et l'orifice deviendra beaucoup plus grand ; le bord antérieur du blastopore reste encore un petit temps au même niveau, dans le sens antéro-postérieur, ensuite on le verra progresser assez rapidement d'avant en arrière — figures *11, 12, 13, 14, 15, 16*, pl. XVIII. S'il reste stationnaire, pendant un petit temps, c'est qu'à ce moment, se produit l'inflexion des petites cellules que nous avons remarquées, dès ce stade, à la voûte de la cavité archentérique, — figures *7* et *15*, planche XIX ; malgré l'active multiplication cellulaire qui s'y produit, la lèvre antéro-dorsale ne recule pas immédiatement, d'une part, parce que la dépression s'accentue et d'autre part, parce qu'une partie du blastoderme, formée de petites cellules, passe à l'intérieur de la dépression gastruléenne. Le bord postérieur recule progressivement vers l'arrière, à mesure que la dépression s'accentue. On remarque souvent que l'échancrure que nous avons signalée dans la figure *7*, planche XVIII, persiste pendant un certain temps — figures *8* et *9* —, et, sur la paroi postérieure du cul-de-sac, ou, si l'on veut, sur le plancher de la cavité archentérique en voie de formation, on trouve souvent un sillon médian, limité par des bourrelets saillants; ces bourrelets sont bien visibles dans les figures *8* et *9*, planche XVIII. On dirait que cette région, qui est formée par les cellules les plus volumineuses de l'ancienne zone aplatie, se déprime difficilement, qu'au lieu de s'affaiser en décrivant une courbe régulière, comme cela se passe sur le reste du pourtour du blastopore, cette plaque épaisse semble céder d'abord sur la médiane, et

ce n'est qu'ultérieurement que les deux bourrelets latéraux disparaissent progressivement.

Les bords latéraux, qui se sont écartés d'abord l'un de l'autre, au moment de l'agrandissement de l'orifice d'invagition, — figures *7* et *8*, planche XVIII, restent pendant un temps assez long, à égale distance l'un de l'autre ; l'activité qui se manifeste pendant ce temps au niveau de ces lèvres latérales, est employée à l'inflexion gastruléenne et au cheminement de ces lèvres vers l'arrière. L'orifice s'agrandit progressivement pendant les premiers stades de l'invagination, puis il conserve, assez longtemps, à peu près la même dimension ; mais, pendant ce laps de temps, il change de place, d'avant en arrière : son bord antérieur progressant dans cette direction, et son bord postérieur reculant de plus en plus, à mesure que le plancher de l'archenteron se déprime, et à mesure que la cavité de segmentation disparaît dans la paroi postéro-ventrale. Cette lèvre postérieure, d'abord formée par la zone aplatie de la blastula, devient ensuite bombée tout en restant très épaisse, et puis nous la voyons successivement s'amincir, pour atteindre son minimum d'épaisseur au moment où la cavité de segmentation disparaît par accollement des deux couches cellulaires — figures *5* à *14*, planche XVIII. Le bord antérieur et les bords latéraux sont souvent un peu onduleux, — figures *10*, *11*, *13*, *14*, — mais il arrive cependant qu'ils sont tout à fait réguliers — figures *8*, *9*, *12*, planche XVIII.

On peut dire que le blastopore, en tant qu'orifice, commence à se rétrécir, au moment où son bord inférieur est arrivé au voisinage de l'extrémité postérieure de l'embryon — figure *11*, planche XVIII. Son étendue diminue parce que la lèvre antérieure continue à progresser vers l'arrière, les lèvres latérales se rapprochent l'une de l'autre et la lèvre postéro-ventrale se relève vers la face dorsale. En même temps, l'embryon s'est assez notablement allongé, et l'aplatissement dorsal s'est marqué de plus en plus — figures *13* à *16*, planche XVIII. La figure *16* de la planche XVIII, la figure *12*, de la planche XIX, et la figure *7*, de la planche XX, représentent, à très peu de chose près, un même stade du développement.

Si l'on examine une série d'embryons, vus du côté de l'extrémité postérieure, on peut également observer des changements dans la forme et dans la dimension de l'orifice d'invagination, notamment pendant les derniers stades; dans les stades initiaux, les images que l'on obtient, de cette façon, ne sont pas bien démonstratives, à cause de cette circonstance, que l'on voit, trop en raccourci, l'orifice blastoporique, et que l'on ne se rend pas bien compte de sa position vis-à-vis des extrémités antérieure et postérieure de l'embryon. Dans les derniers stades, ces inconvénients disparaissent ; cependant, il est à noter que le bord antéro-dorsal, paraît sur les dessins, et sur les préparations examinées suivant cette direction, plus rectiligne qu'il ne l'est en réalité, parce que, en regardant, du côté de l'extrémité postérieure, on voit *en raccourci* la portion de l'orifice qui empiète sur la face dorsale. L'orifice présente dans les figures *17, 18, 19*, planche XVIII, une forme plus ou moins triangulaire, mais le côté supérieur qui est plus ou moins rectiligne, dans ces figures, est en réalité une courbe, que l'on aperçoit nettement dans les embryons vus dorsalement, — figures *14, 15, 16* planche XVIII.

Les vues postérieures nous permettent également de constater le relèvement de la lèvre postéro-ventrale, pendant les derniers stades représentés.

Il résulte de cet exposé, que les graphiques qui ont été donnés, jusqu'ici, pour représenter l'orifice blastoporique, à des stades successifs, ne répondent pas à la réalité ; on a toujours représenté l'orifice comme étant d'abord très grand, et diminuant ensuite progressivement. En outre, on a toujours représenté les contours successifs de l'orifice, par des cercles de plus en plus petits, inscrits dans le grand contour primitif.

Nous venons, au contraire de voir, que l'orifice, d'abord petit, s'accroît ensuite, pour diminuer de nouveau. Avant de diminuer, il conserve un certain temps la même dimension, mais pendant ce temps il ne conserve pas la même place. Pendant qu'il se rétrécit, il ne conserve pas la même place non plus ; ce qui a pour cause, d'abord, la progression d'avant en arrière du bord antéro-dorsal et le recul progressif de la lèvre postérieure, ensuite, l'allongement de l'embryon lui-même, pendant les derniers stades.

Si l'on veut superposer les dessins *5, 6, 7, 8, 10, 12, 14, 15* et *16* de la planche XVIII, en gardant comme point fixe et constant, l'extrémité antérieure de l'embryon, on obtiendra un graphique très intéressant que nous reproduit le croquis I, figure 8 dans le texte.

D'un autre côté on peut construire un graphique, en superposant les figures *17, 18, 19,* de la planche XVIII, et l'on obtiendra de cette façon le croquis II, figure 9 dans le texte.

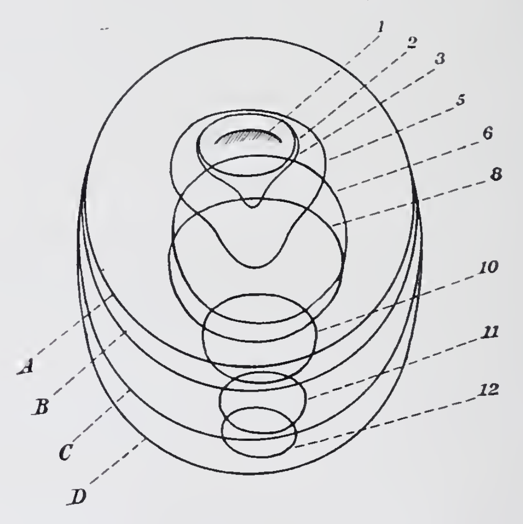


Figure 8. Schéma I. Les chiffres 1, 2, 3, 5, 6, 8, 10, 11, 12, correspondent dans l'ordre, aux figures 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14, 15, 16 de la planche XVIII.

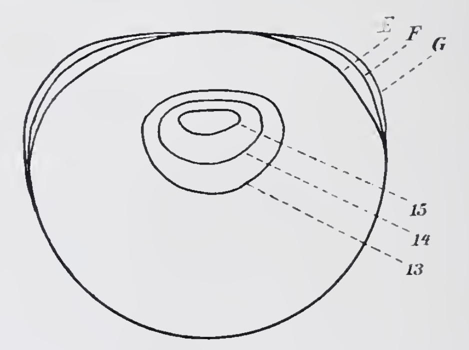


Figure 9. Schéma II. Les chiffres 13, 14, 15, correspondent dans l'ordre aux figures 17, 18, 19 de la planche XVIII.

Les chiffres de renvois aux contours successifs de l'orifice d'invagination correspondent, par ordre, aux numéros des figures représentées sur les planches. Les contours de l'embryon sont indiqués par des lettres : la lettre A, indique le contour constant pour les figures *5, 6, 7, 8, 10, 12*; les lettres B, C, D, correspondent aux contours des figures *14, 15, 16*.

Dans le croquis II, les lettres E, F, G, indiquent les contours des figures *17, 18, 19*, tandis que les numéros *13, 14, 15* correspondent aux limites des orifices d'invagination des figures *17, 18, 19*.

Avant de développer nos conclusions au sujet de la gastrulation et de la fermeture du blastopore, nous devons encore dire un mot des figures *9*, et *12*, planche XX et de la fig. *1*, planche XX.

La figure *9*, planche XX, représente une coupe sagittale, médiane, d'un embryon qui se trouvait, à peu près, au même stade que celui de la figure *10*, planche XIX.

Il s'agit ici d'un cas qui ne paraît pas tout à fait normal, mais qui est intéressant, à différents points de vue. D'abord, les karyokinèses sont excessivement abondantes au niveau de la lèvre antéro-dorsale du blastopore, tandis qu'on n'en voit pas une seule dans tout le reste de la coupe.

En second lieu, la disposition des figures mitosiques, est telle, que l'on a des raisons pour admettre que le résultat de ces divisions sera : d'une part, l'extension de la lèvre antéro-dorsale vers l'arrière et d'autre part, le passage de petites cellules externes dans la couche interne, c'est-à-dire dans la voûte archentérique.

En troisième lieu, ce qu'il y a encore de particulier dans cet embryon, c'est l'énorme développement de la cavité de segmentation, dans la lèvre postéro-ventrale. Cette cavité est tellement grande, que la cavité archentérique est, pour ainsi dire, réduite à une fente. Il suffirait de supposer cette cavité de segmentation remplie de grosses cellules vitellines, pour obtenir un œuf présentant, à la coupe, la plus grande analogie d'aspect, avec la coupe médiane d'un stade correspondant du développement d'un *Amphibien* et surtout d'un *Cyclostome*.

La figure *12*, planche XX, représente une coupe sagittale, médiane, d'un embryon anormal.

L'invagination gastruléenne ne s'est pas produite, et le développement s'est fait irrégulièrement. Par suite de la continuation des multiplications cellulaires, l'extension de la paroi de la blastula s'est produite et l'orifice que l'on trouve pendant les premiers stades de la segmentation, au pôle végétatif, est resté béant. Il est donc éminemment probable que le centre de l'orifice que nous observons, sur cette coupe, représente l'ancien pôle végétatif. Le second globule polaire, indiquant, d'autre part, le pôle animal ou un point très voisin de ce pôle, nous pouvons constater aisément que la paroi antéro-dorsale s'est étendue beaucoup plus que la paroi postéro-ventrale. En effet, la distance qui sépare le second globule polaire du bout de la lèvre supérieure, est notablement plus grande que celle qui le sépare de la lèvre inférieure. Les caractères des grandes cellules que l'on observe au voisinage de ces deux lèvres, tendent à prouver, qu'il s'agit là, des cellules qui, dans les cas normaux, constituent, déjà à un stade correspondant, le plancher de la cavité archentérique.

Si, par la pensée, nous invaginions cette forme embryonnaire de façon à la transformer en un embryon analogue à celui de la figure *16*, planche XIX, nous verrions la voûte de la cavité archentérique formée de petites cellules, et le plancher, au contraire, constitué par les grandes cellules riches en deutoplasme.

Cette forme anormale, monstrueuse, nous fournit donc, indirectement, une nouvelle preuve de ce fait, que la lèvre dorsale s'accroît plus rapidement que la ventrale, ce qui est encore une fois un fait, dont la cause première réside dans la constitution bilatérale de l'œuf, c'est-à-dire, dans la richesse relativement grande en protoplasme du côté antéro-dorsal vis-à-vis du côté postéro-ventral.

Remarquons encore que dans cet embryon, le premier globule polaire était aussi présent ; il est représenté dans la figure, où il se trouve à la face externe de la membrane vitelline. Les

membranes distendues et accollées sont en partie représentées, dans le dessin.

La figure *1*, planche XX, nous montre une coupe sagittale médiane, d'un embryon. dans lequel la cavité de segmentation est disparue d'une façon très précoce. Nous avons affaire à une jeune gastrula, tout à fait comparable à celle de la figure 24, de HATSCHEK (11).

Il est curieux de constater, que dans les stades ultérieurs, on ne rencontre plus, dans les dessins de HATSCHEK (11), la moindre trace de cavité de segmentation.

Cependant KOWALEVSKY (4), dont les observations sont antérieures à celles de HATSCHEK (11), avait déjà trouvé des œufs plus avancés, dans lesquels on retrouvait des restes de la cavité de segmentation ; et tous les auteurs plus récents ont constaté la disparition tardive de cette cavité.

La disposition que nous trouvons dans la figure *1*, planche XX et que nous avons observée, exceptionnellement, dans un certain nombre d'œufs, nous semble présenter des caractères plus primitifs que ceux des embryons ordinaires. Dans ces cas particuliers, la disparition de la cavité de segmentation a été plus précoce, plus rapide, et la dépression de l'hémisphère végétatif s'est produite plus régulièrement, plus facilement, si l'on peut ainsi s'exprimer.

On pourrait se demander si ces variations ne sont pas en corrélation avec le volume relatif des œufs d'*Amphioxus ?* J'ai observé souvent, que ce volume est variable non seulement dans des pontes différentes, mais également dans une même ponte, d'un œuf à un autre, et on comprendrait, jusqu'à un certain point, que la richesse en deutoplasme pourrait être en rapport avec le volume de l'œuf.

Toujours est-il, que dans la figure *1*, planche XX, nous reconnaissons facilement la lèvre antéro-dorsale, au niveau de laquelle un certain nombre de petites cellules ont été entraînées vers l'intérieur, pour entrer dans la constitution de la voûte archentérique. On voit aussi cette particularité dans la figure 24 de HATSCHEK (11).

Cellules polaires du mésoblaste. — Pour terminer ce chapitre de la gastrulation, je dois dire un mot des " *Polzellen* „ de HATSCHEK (11).

Si l'on fait abstraction des observations de KLAATSCH (48), qui dit avoir retrouvé ces éléments, d'une façon transitoire et inconstante, — page 231 —, on peut dire que ces cellules n'ont été observées par aucun autre auteur.

WILSON (31) a recherché ces cellules, et déclare que " The „ Pole-cells of *Amphioxus* are a Myth „ — page 597 —.

Je n'ai, pour ma part, jamais rencontré d'image pouvant me permettre de croire à l'existence de ces éléments ; d'après mon exposé du développement, nous avons vu, du reste, que les phénomènes, qui se passent au niveau de la lèvre postéro-ventrale de l'orifice d'invagination, prouvent que l'on ne peut songer à retrouver, en ce point, pendant une période assez longue du développement, les mêmes cellules.

Je crois devoir faire remarquer que d'après le texte et les figures de HATSCHEK (11) lui-même, on doit conclure que cet auteur a mis une certaine bonne volonté, à retrouver ces " *Polzellen* „, à tous les stades, depuis celui de la figure *26* jusqu'à celui de la figure *61*.

Considérons un instant sa figure 26 ; il est évident que, dans ce dessin, les cellules polaires du mésoblaste, se trouvent du côté de la lèvre, au niveau de laquelle les cellules de la couche interne sont plus petites qu'au niveau de l'autre lèvre, et, d'autre part, s'il y a un côté aplati dans cet embryon, c'est certainement le côté avoisinant les cellules polaires.

Or, dans le texte, — page 32 —, HATSCHEK (11) dit : " An „ dem hinteren Rande tritt die Absetzung des Exoderms vom „ Endoderm am schärfsten hervor, da sich dort die Endodermzellen von den Ectodermzellen durch ihre Grösse am auffallendsten unterscheiden. Man kann da, schon frühzeitig zwei „ besonder grosse, zu beiden seiten der Mittellinie gelegene „ Endodermzellen unterscheiden. Diese beiden zellen bezeichnen „ uns den hinteren Körperpol... etc. „ Il est donc très probable, si pas certain, que cette figure est orientée à l'inverse des

figures suivantes *29, 31, 33,* et de la précédente 24, et par conséquent les " *Polzellen* „ *ne pouvaient se trouver,* dans la figure *26,* à l'endroit où elles sont représentées.

Conclusions.

I. *Gastrulation.* — Il résulte des observations qui précèdent que, chez l'*Amphioxus,* la gastrulation est un phénomène assez compliqué.

D'un côté, il ne s'agit plus ici d'une gastrulation typique, de la formation, par simple invagination, d'une gastrula constituée par deux couches cellulaires, ectoderme et endoderme, qui pourraient être comparées aux couches cellulaires constitutives d'une *Hydre* ou d'un *Hydrozoaire* en général ; d'un autre côté, les phénomènes qui se passent chez l'*Amphioxus* sont plus simples et plus primitifs que ceux que l'on observe chez les *Cyclostomes* et chez les *Amphibiens.*

Il n'est pas facile d'exposer, en peu de mots, les conclusions que je crois pouvoir tirer de mes observations et je pense, que, pour arriver à plus de clarté, dans cet exposé, il sera bon de prendre comme point de départ un œuf hypothétique, excessivement peu chargé de deutoplasme, et dans lequel cette petite quantité d'éléments nutritifs, serait répartie d'une façon tout à fait uniforme dans le vitellus ; le noyau serait situé au centre et cet œuf aurait une symétrie *homaxone — faisant abstraction de la sphère attractive.*

Je ne me cache pas, tout ce qu'un œuf semblable a d'hypothétique, et je ne veux nullement en inférer que cet œuf ait réellement existé chez un ancêtre de l'*Amphioxus* ou chez un animal quelconque. Cette hypothèse n'est absolument qu'un *moyen* d'arriver à exposer et à faire comprendre en peu de mots, la façon compliquée dont s'accomplissent les phénomènes de gastrulation chez l'*Amphioxus.*

Supposons que cet œuf hypothétique subisse une segmentation *totale et égale,* conduisant à une blastula sphérique, à symétrie *homaxone.*

Si l'un des hémisphères s'invagine maintenant dans l'autre,

nous obtiendrons une forme embryonnaire à symétrie *monaxone* que nous pourrons considérer comme une gastrula typique, formée par deux couches cellulaires, délimitant une cavité archentérique, celle-ci communiquant avec l'extérieur par un large blastopore. Nous aurions affaire, dans ce cas, à des formations qu'on pourrait homologuer avec l'ectoderme, l'endoderme, la cavité digestive et la bouche de l'*Hydre,* en admettant que les couches cellulaires des Hydrozoaires désignées par Allman sous les noms d'ectoderme et d'endoderme, soient homologues des deux couches cellulaires externe et interne d'une gastrula typique.

Supposons maintenant que, dans notre œuf hypothétique, le deutoplasme devienne plus abondant, et s'accumule d'un côté de la vésicule germinative ; celle-ci prendra une position excentrique, et l'œuf acquerra une symétrie *monaxone.* La segmentation deviendra inégale, mais la blastula aura encore une symétrie *monaxone.* Elle sera constituée de cellules de grandeurs différentes, dont la dimension ira en croissant du pôle animal au pôle végétatif, mais dont la grosseur sera uniforme sur un même cercle latitudinal.

La quantité de deutoplasme n'étant pas encore considérable, l'hémisphère végétatif pourra encore s'invaginer en se déprimant régulièrement pour aller tapisser la face interne de l'hémisphère animal, et la cavité de segmentation disparaîtra progressivement et uniformément sur tout le pourtour de l'axe principal.

A mesure que la quantité de deutoplasme augmentera dans l'œuf, la différence entre les cellules, aux deux pôles de la blastula sera de plus en plus grande, et l'invagination typique des cellules de l'hémisphère végétatif deviendra d'autant plus difficile, que ces cellules seront plus volumineuses. A mesure que ces grosses cellules deviendront plus riches en deutoplasme, elles seront de moins en moins actives et leur multiplication sera, de plus en plus, en retard sur celle des petites cellules ; bientôt les conditions deviendront telles, que pour permettre la dépression de l'hémisphère végétatif et pour l'amener vers

l'intérieur, les petites cellules, moins riches en deutoplasme, et par conséquent plus actives, devront se multiplier pour amener l'extension du blastoderme et permettre l'inflexion qui devra se produire au niveau de l'équateur de la blastula.

Le phénomène de la gastrulation se complique à partir de ce moment, c'est l'origine de l'*épibolie.*

Nous avons supposé, jusqu'ici, une symétrie monaxone de l'œuf, c'est-à-dire que la constitution de l'œuf serait identique sur tout le pourtour de l'axe principal, suivant tous les rayons d'un même cercle latitudinal; il en résulterait qu'en vertu de l'uniformité dans la répartition des matériaux ovulaires, l'épibolie se produirait avec la même intensité suivant tout l'équateur, et l'orifice décrit par le bord de la partie enveloppante du blastoderme, diminuant progressivement et régulièrement suivant tout son pourtour, viendrait à se trouver à un moment donné au pôle végétatif.

Dans cette succession de stades, il devient difficile de dire où commence et où finit la gastrulation, et si l'on veut chercher à retrouver les équivalents de ce que plus haut nous pouvions appeler *ectoderme* et *endoderme*, on ne pourra évidemment plus fixer qu'une limite fictive et arbitraire entre ces deux feuillets. Cela devient absolument une question d'appréciation et les termes d'ectoderme et d'endoderme si on continue à employer ces mots, courront grand risque de ne plus conserver leur signification morphologique primitive.

Pour ne rien préjuger quant à l'identification de telle ou telle partie avec l'ectoderme ou avec l'endoderme de l'Hydre ou d'une gastrula typique, je me servirai des termes d'*ectoblaste* et d'*endoblaste* qui ont déjà été employés dans le domaine embryologique.

Nous appellerons donc endoblaste, la partie enveloppée, et ectoblaste la partie enveloppante, et je crois devoir conclure de mes observations sur le développement de l'*Amphioxus*, que pendant le phénomène d'enveloppement, une portion ectoblastique est amenée à l'intérieur, au niveau de l'inflexion.

Si nous considérons au début de l'enveloppement ou de l'épibolie, les deux couches cellulaires, externe et interne, au voisi-

nage du bord de l'orifice d'invagination, nous devons admettre en vertu du principe général, d'après lequel l'activité est d'autant plus grande et la division d'autant plus précoce, que les cellules sont plus riches en protoplasme, nous devons admettre, dis-je, que la couche externe s'étendra plus rapidement que la couche interne, et qu'il se produira, sur le pourtour de l'orifice d'invagination, une inflexion amenant vers l'intérieur des cellules ectoblastiques.

La partie enveloppée continue à se déprimer, pendant que la lèvre d'enveloppement progresse, et il n'est pas possible dans ces conditions que l'endoblaste fournisse toute la couche interne de cette lèvre enveloppante ; l'endoblaste devrait pour cela être plus actif et s'étendre plus rapidement que l'ectoblaste. Le contraire est plus probable, et comme, de fait, on observe une activité plus grande dans l'ectoblaste, on conclura plus naturellement à ce que l'ectoblaste s'infléchisse pour constituer une partie de la couche interne.

Dans le cas de l'œuf à symétrie *monaxone*, cette inflexion se ferait régulièrement sur tout le pourtour de l'embryon, la partie ectoblastique invaginée aurait la même importance partout, et cette invagination ectoblastique se produirait en même temps sur tous les points du bord de l'orifice d'invagination.

Qu'arrivera-t-il maintenant, si l'œuf présente une symétrie bilatérale ?

Nous avons constaté que l'ootide de l'*Amphioxus* présente une symétrie *bilatérale*, parce que, d'une part, l'hémisphère végétatif est beaucoup plus riche en deutoplasme que l'hémisphère animal, et d'autre part, les éléments deutoplasmiques ne sont pas répartis uniformément, autour de l'axe principal, en ce sens que la face que nous avons appelée antéro-dorsale est relativement plus riche en protoplasme que celle que nous avons désignée sous le nom de postéro-ventrale.

Cette organisation de l'œuf, aura pour conséquence de déterminer une segmentation inégale de l'œuf au moment de l'apparition du second plan de division. Au stade *4*, nous aurons deux blastomères antéro-dorsaux plus petits, et deux blastomères

postéro-ventraux plus grands. Nous avons vu dans l'étude de la segmentation que cette différence se maintient à tous les stades de la segmentation et que, dans la blastula nous retrouvons la symétrie *bilatérale*.

Dans la blastula de l'*Amphioxus* les pôles sont très différents, par ce que les cellules sont beaucoup plus grandes au pôle végétatif, et d'autre part, les cellules sont, d'une façon générale, plus petites du côté antéro-dorsal. Si nous considérons un cercle latitudinal de cellules, par exemple à l'équateur, les cellules constituant ce cercle iront en augmentant de volume du milieu de la face antéro-dorsale, jusqu'au milieu de la face postéro-ventrale, tant sur le côté gauche que sur le côté droit de la blastula.

La quantité de deutoplasme est assez considérable dans les grandes cellules de l'hémisphère végétatif et ces cellules sont assez volumineuses, pour que l'invagination ne puisse plus se produire typiquement. La zone formée par ces grandes cellules oppose une résistance, si je puis dire une passivité suffisante, pour que la dépression ne se fasse pas d'une façon régulière et il va se produire un véritable phénomène d'épibolie.

Cette épibolie ne se produira pas régulièrement, comme c'était le cas dans une blastula à symétrie monaxone, à cause de la symétrie bilatérale de la blastula d'*Amphioxus*, et à cause de la constitution que nous lui connaissons en tant que répartition des cellules relativement petites ou grandes, relativement actives ou passives, le phénomène d'épibolie va débuter du côté antéro-dorsal, pour se propager de proche en proche sur les faces latérales et se produire, en dernier lieu, au milieu du côté postéro-ventral.

Nous admettons donc chez l'*Amphioxus* un véritable phénomène d'épibolie, quoiqu'il se produise d'une façon concommitante une véritable invagination lente et progressive de l'hémisphère végétatif de la blastula ; seulement, cette invagination ne se produit pas uniformément ; elle commence sous forme d'une encoche, excentriquement placée du côté de la face antéro-dorsale, en un point voisin de l'équateur de la blastula. Cette

encoche se transforme en un cul-de-sac dont la cavité, qui n'est autre que l'archenteron, s'approfondit et se distend à mesure que la dépression progresse vers les côtés latéraux et vers le côté postéro-ventral. La cavité de segmentation disparaît, en premier lieu, au niveau de la lèvre antéro-dorsale du cul-de-sac et en dernier lieu au niveau de la lèvre postéro-ventrale.

En même temps que l'invagination s'accuse au bord antéro-dorsal, une série de petites cellules ectoblastiques sont entraînées vers l'intérieur de l'archenteron pour prendre part à la constitution de la voûte archentérique ; cette invagination de cellules ectoblastiques se produira également, progressivement, sur les faces latérales et en dernier lieu au niveau de la lèvre postéro-ventrale, au moment où celle-ci se relève vers la face dorsale de l'embryon.

Pendant que le phénomène de l'épibolie, accompagné de l'inflexion ectoblastique, gagne le bord postéro-ventral, la lèvre antéro-dorsale progresse d'avant en arrière, de façon à recouvrir dorsalement l'orifice de la cavité archentérique ; les bords latéraux de l'orifice participent à ce mouvement de recul dans des portions de plus en plus rapprochées de la lèvre postéro-ventrale et en même temps, ces bords latéraux se relèvent vers la face dorsale. On peut très bien se rendre compte de ces mouvements, par l'examen du graphique I, page 330, qui nous indique les dimensions et les positions successives de l'orifice d'invagination, sur des embryons examinés du côté du dos, à des stades successifs de l'épibolie et de l'invagination.

Il en résulte qu'au moment où l'embryon est arrivé au stade représenté par la figure 8, planche XX, l'épibolie et l'inflexion se sont produites jusqu'au milieu de la lèvre postéro-ventrale ; mais, pendant que ces phénomènes se sont accomplis, de proche en proche, les parties antérieures et latérales se sont étendues sur la face dorsale, d'avant en arrière et de dehors en dedans, de façon à constituer une voûte dorsale de plus en plus étendue au dessus de la cavité archentérique ; et, comme, au moment où cette extension commence, — d'abord pour la lèvre antéro-dorsale, ensuite pour les lèvres latérales — ces lèvres sont

constituées par deux feuillets accolés de cellules ectoblastiques, il en résulte que la voûte de l'archenteron sera formée aux dépens de l'ectoblaste. Enfin, après que les mêmes phénomènes d'épibolie et d'inflexion ectoblastique se seront produits jusqu'au niveau de la lèvre postérieure, l'ectoblaste constituera également, au pourtour de l'orifice réduit, une étroite zone de la couche interne de l'embryon.

L'endoblaste se retrouve, en ce moment, au plancher et sur les faces latérales de l'archenteron. En coupe sagittale, — figures *12*, planche XIX, et *8*, planche XX —, nous voyons que toute la voûte archentérique, en avant de l'orifice, qui siège en arrière et dorsalement, est formée de petites cellules que nous considérons comme d'origine ectoblastique ; et en arrière ou plutôt en dessous de l'orifice, nous retrouvons dans une certaine étendue de la couche interne, des petites cellules que nous considérons également comme d'origine ectoblastique. En coupe transversale, figure *1*, planche XXI, on voit également une différence considérable entre les cellules de la voûte et celles du plancher de la cavité archentérique ; mais il est évident que, du côté des faces latérales, on ne peut fixer la limite exacte entre les deux espèces d'éléments. Pour une série de motifs, résultant de l'étude du développement, nous considérons les cellules de la voûte comme étant d'origine ectoblastique, et celles du plancher comme d'origine endoblastique, mais, je le répète, il n'est pas plus possible de marquer exactement la limite exacte, à ce moment du développement, qu'il n'était possible de diviser exactement la blastula en deux parties, l'une ectoblastique et l'autre endoblastique.

La gastrulation de l'*Amphioxus* est donc un phénomène compliqué, ne présentant plus les caractères primitifs de simplicité ; elle s'accompagne de phénomènes d'épibolie et pendant que l'invagination s'achève, l'orifice diminue progressivement d'étendue, par suite de la formation de la paroi dorsale de l'embryon. Il y a donc à distinguer pendant cette période du développement trois phénomènes évolutifs, d'ordre différent, s'accomplissant en même temps :

1° l'invagination amenant la disparition progressive de la cavité de segmentation ;

2° l'épibolie s'accompagnant de l'inflexion d'une partie ectoblastique ;

3° la constitution de la paroi dorsale de l'embryon.

II. *Fermeture du Blastopore.* — Si nous laissons au mot *blastopore* sa signification primitive, il faut entendre par blastopore, l'orifice qui, dans une gastrula, met la cavité archentérique en communication avec l'extérieur. Dans ces conditions en pourrait désigner sous le nom de blastopore l'orifice que l'on trouve chez l'*Amphioxus* pendant l'invagination gastruléenne et ce nom pourrait être appliqué à cet orifice pendant toute la durée de cette invagination et jusqu'au moment de la formation du canal neurentérique.

Mais, si nous donnions à ce mot blastopore la signification d'un orifice dont le bord serait la limite entre les deux feuillets primordiaux, endoderme et ectoderme, si nous voulions retrouver dans cet orifice l'homologue de la bouche d'un Hydrozoaire, nous ne trouverions plus à aucun moment de l'ontogénie de l'*Amphioxus* un orifice d'invagination qui pourrait être homologué avec le blastopore ainsi compris.

Nous avons vu qu'on ne pourrait trouver semblable orifice d'invagination que dans le cas de la transformation d'une blastula à symétrie homaxone ou monaxone, en gastrula monaxone, par invagination d'un hémisphère dans l'autre, et à la condition que cette invagination se produise uniformément sur tout le pourtour de l'axe principal. Or, dans le cours du développement de l'*Amphioxus,* nous avons affaire à une blastula à symétrie bilatérale et il résulte de ce fait, que l'invagination ne se fait pas d'une façon uniforme sur tout le pourtour de l'axe principal.

D'après l'exposé qui précède, cette invagination débute du côté antéro-dorsal pour se propager ensuite, de proche en proche, sur les faces latérales et jusqu'au milieu de la face postéro-ventrale. En même temps que l'invagination s'accomplit, se produit une épibolie accompagnée d'une inflexion ectoblas-

tique, et ces phénomènes débutent également du côté antéro-dorsal, pour se produire en dernier lieu au niveau de la lèvre postéro-ventrale.

Il résulte de cet exposé : 1° qu'à aucun moment du développement le pourtour de l'orifice d'invagination ne présente une constitution uniforme dans tous les points de sa périphérie.

2° que l'orifice, considéré dans son ensemble, à des stades successifs, change de place, en ce sens qu'il est porté progressivement d'avant en arrière, par la progression des lèvres antérieure et latérales, et par la régression de la lèvre postérieure.

3° que l'orifice change aussi de dimension.

4° que l'orientation de l'orifice par rapport à l'ensemble de l'embryon varie également aux différents stades du développement.

Un coup d'œil jeté sur les coupes optiques et sur les coupes réelles des planches XIX et XX, permettra de se rendre facilement compte de ces changements d'orientation de l'orifice, vis-à-vis de l'ensemble de l'embryon. On verra de suite, que l'orifice n'est jamais complètement dirigé du côté postérieur, et qu'il n'est, à aucun moment, compris tout entier dans la face dorsale. Il est constamment orienté en partie vers la face dorsale, et en partie vers l'extrémité postérieure. D'un autre côté, les vues dorsales, représentées par les figures *5* à *16* de la planche XVIII, montrent bien les déplacements de l'ensemble de l'orifice dans le sens antéro-postérieur, et les figures *17, 18, 19*, de la planche XVIII, mettent en évidence le relèvement ultérieur de la lèvre postérieure vers la face dorsale.

Nous croyons pouvoir conclure, de ces considérations, qu'il se produit, suivant la ligne médio-dorsale, un phénomène de *concrescence*, malgré que le fait de la soudure de deux lèvres latérales ne puisse être observé directement.

L'examen attentif du graphique I, qui nous représente la superposition des contours de l'embryon et de l'orifice d'invagination, aux différents stades des figures *5, 6, 7, 8, 10, 12, 14, 15, 16*, de la planche XVIII, nous montre que, pendant cette

période du développement, la lèvre antéro-dorsale s'est portée vers l'arrière sur une très grande étendue ; cette extension rapide s'explique par cette circonstance que c'est dans la région de formation de cette lèvre que siégeaient, à l'équateur de la blastula, les éléments cellulaires les plus petits et les plus actifs.

Les lèvres latérales ont progressé vers l'arrière et en même temps vers la face dorsale ; c'est ce qui ressort avec évidence de l'examen du contour et de la position de l'orifice, depuis le stade de la figure *10*, jusqu'à celui de la figure *16*.

Or, nous avons admis qu'au moment où l'inflexion se produit, de proche en proche, d'avant en arrière, sur les bords latéraux de l'orifice d'invagination, une partie ectoblastique est entraînée vers l'intérieur de la cavité archentérique en voie de formation, il en résulte, que, lorsque ces lèvres latérales reculeront, ultérieurement, vers l'arrière et se relèveront vers la face dorsale, le bord de ces lèvres sera constitué en dehors et en dedans par du tissu ectoblastique, et comme la lèvre antérieure, qui a la même constitution, en progressant vers l'arrière, concourt avec les lèvres latérales à la formation de la paroi dorsale de l'embryon, cette paroi sera formée par deux couches cellulaires ectoblastiques.

Dans la lèvre postéro-ventrale, la multiplication cellulaire continue, comme elle se poursuit, du reste, dans toute l'étendue de la larve, car il me paraît difficile d'admettre qu'il y ait, à un moment donné, arrêt de développement dans telle ou telle partie de l'embryon. Seulement, d'après ce que nous avons vu, au sujet de la constitution de la blastula, l'activité est moins grande dans cette lèvre postéro-ventrale que dans le reste du pourtour de l'orifice d'invagination.

Cette activité est employée d'abord à permettre l'épibolie, ensuite à déterminer l'accroissement de l'embryon en longueur et enfin à produire, en même temps que l'inflexion ectoblastique, le relèvement de la lèvre postéro-ventrale vers la face dorsale.

Pendant le passage du stade de la figure *10* à celui de la figure *16*, le pourtour de l'orifice devient de plus en plus petit,

et le nombre de cellules que l'on pourrait compter sur le pourtour, devient évidemment de moins en moins considérable. Il semble, qu'en tenant compte de la façon dont l'orifice se déplace, en même temps qu'il diminue d'étendue, on puisse admettre, sans pouvoir en faire l'observation directe, qu'au niveau de l'extrémité antérieure de l'orifice, *sur la médio-dorsale, s'accomplit un rapprochement progressif des parties latérales et dans ce rapprochement on peut voir un phénomène de concrescence.*

Au stade des figures *12*, planche XIX, et *8*, planche XX, l'orifice d'invagination est devenu très petit, et il siège à la partie postérieure de l'embryon, un peu dorsalement. Cet orifice se retrouve dorénavant, présentant sensiblement la même dimension à tous les moments du développement. Plus tard, comme nous le verrons, il sera fermé extérieurement par une lame épidermique, et la cavité archentérique communiquera un certain temps avec la gouttière médullaire ; c'est à la partie qui établit cette communication que l'on a donné le nom de *canal neurentérique* — figure *11*, planche XX.

La comparaison de ce stade avec celui de la figure *8*, de la planche XX, nous démontre, si nous tenons compte de l'allongement progressif de l'embryon, que la lèvre antéro-dorsale a continué à reculer et pendant ce temps la lèvre postérieure est restée au voisinage de l'extrémité postérieure. Le diamètre du canal étant encore sensiblement le même que celui de l'orifice au stade de la figure *8*, planche XX, il faut admettre que l'orifice a continué à se déplacer d'avant en arrière. Ce déplacement se produit grâce aux mêmes phénomènes qui déterminaient ce cheminement à des stades plus jeunes.

En d'autres termes, *c'est au pourtour de l'orifice d'invagination, ou du canal neurentérique, que l'on doit localiser la zone d'accroissement de l'embryon ;* la lèvre postérieure continue à reculer, en même temps que les lèvres latérales reculent et se relèvent, et *la concrescence continue à se produire sur la ligne médiane, au milieu du bord antéro-dorsal de l'orifice ou du canal.*

Il est intéressant de constater ici, que dans une série de

préparations, dans des coupes où les cellules sont presque toutes au stade de repos, on trouve parfois un certain nombre de mitoses, et ces karyokinèses se rencontrent quelquefois en assez grand nombre dans cette zone d'accroissement — figures *10*, *11*, planche XX et figure *1*, planche XXII.

Il résulte de cet exposé, et de ces observations, que : *l'orifice d'invagination ne peut, à aucun moment du développement, être identifié avec le blastopore, si l'on veut employer ce mot dans le sens d'un orifice dont le bord aurait une constitution uniforme sur tout son pourtour, et dont le bord marquerait la limite entre les deux feuillets primordiaux, endoderme et ectoderme. Nous croyons pouvoir admettre que chez l'Amphioxus, cet orifice a une toute autre signification morphologique, qu'il se ferme d'avant en arrière par concrescence des parties latérales, et que, dans son ensemble, il doit être considéré comme l'homologue du sillon primitif des Vertébrés supérieurs* (1).

Genèse de la Notochorde.

Nous avons vu, dans le chapitre précédent, que dans l'embryon arrivé au stade de la figure *12*, planche XIX, la paroi dorsale est constituée par deux couches de cellules, d'origine ectoblastique. Nous avons conclu également de nos observations, que sur tout le pourtour de l'orifice d'invagination, sur les côtés et en arrière, la couche interne est constituée suivant une zone étroite, par des cellules d'origine ectoblastique. Il en résulte qu'à ce moment du développement, l'ébauche de la notochorde est constituée par une plaque ectoblastique, qui se trouve intercalée dans la voûte archentérique, et que, en arrière, cette plaque notochordale se continue en une zone étroite, de cellules ectoblastiques, qui contourne les lèvres latérales et la lèvre postéro-ventrale de l'orifice d'invagination.

Aux stades précédents de l'ontogenèse, cette plaque a pris naissance sous forme d'un croissant ectoblastique, qui s'est infléchi, en dedans, au niveau de la lèvre antéro-dorsale de l'encoche gastruléenne ; les extrémités de ce croissant, se sont

(1) Voir plus loin, page 368, la restriction à faire.

ensuite étendues de proche en proche sur les faces latérales pour se rencontrer plus tard au niveau de la lèvre postéro-ventrale. Pendant ce temps, la lèvre antéro-dorsale a progressé d'avant en arrière pour contribuer à l'extension de la voûte dorsale de l'embryon ; d'où il résulte que l'ébauche notochordale n'a jamais la forme d'une bande uniforme entourant l'orifice d'invagination.

Dès que la zone ectoblastique qui constitue l'ébauche notochordale s'est infléchie jusqu'au niveau de la lèvre postérieure de l'orifice, on peut constater que, sur une coupe sagittale médiane, l'ébauche est déjà beaucoup plus étendue en avant, qu'en arrière, ou plutôt qu'en dessous de l'orifice d'invagination.

Cela provient de ce que, du moment que l'inflexion s'est produite au niveau de la lèvre antérieure, cette lèvre commence à s'étendre d'avant en arrière.

Cette ébauche est également plus étendue sur les côtés, qu'en arrière de l'orifice, parce que les lèvres latérales s'étendent vers l'arrière et vers la face dorsale, dès que l'inflexion ectoblastique s'y est produite concurremment avec l'épibolie.

L'ébauche notochordale, si nous lui donnons ce nom, *à partir du moment où elle se trouve à la voûte de la cavité archentérique,* à partir du moment où *elle est comprise dans la couche interne,* a donc d'abord la forme d'un croissant ; ensuite, ce croissant s'agrandit, par extension, d'avant en arrière, de ses pointes et de son bord concave ; enfin ses pointes se rejoignent en arrière, et l'ébauche entière prend la forme d'un ruban circulaire, très large dans la partie située en avant de l'orifice d'invagination, et dont la largeur va diminuant, sur les côtés droit et gauche, pour se réduire à un minimum au milieu de son bord postérieur.

La partie antérieure est, ce que tous les auteurs ont désigné sous le nom de *plaque notochordale.*

D'après ce que nous avons vu précédemment, nous devons admettre que cette plaque notochordale, proprement dite, se continue sur tout le pourtour de l'orifice d'invagination, et qu'au moment où cet orifice est devenu petit, ou s'est trans-

formé en canal neurentérique, l'ébauche notochordale existe encore, sur tout le pourtour de l'orifice ou du canal, dans la zone d'accroissement de l'embryon.

La concrescence continuant à se produire au niveau du bord antérieur, de cet orifice ou de ce canal, il se fait que l'ébauche notochordale s'allonge progressivement dans le sens antéro-postérieur, aux dépens des parties latérales, qui existent dans la région d'accroissement de l'embryon.

Il y a lieu de faire, ici, une remarque importante.

Tous les auteurs qui se sont occupés de l'étude de cette période du développement de l'*Amphioxus*, à l'exception de HATSCHEK (11), ont admis que l'orifice d'invagination est primitivement dirigé en arrière et que l'axe de la blastula correspond à l'axe de l'embryon futur. Tous ces auteurs, encore une fois à l'exception de HATSCHEK (11), se refusent à admettre la concrescence.

LWOFF (34) le premier a conclu à une inflexion ectoblastique ; mais il n'admet cette inflexion qu'au niveau de la lèvre antérieure de l'orifice d'invagination.

KLAATSCH (48) croit devoir admettre semblable inflexion suivant les lèvres latérales et au niveau de la lèvre postérieure, mais il ne l'admet pas du côté dorsal.

Sans vouloir revenir ici, sur les changements successifs dans la dimension, dans la direction et dans la situation de l'orifice d'invagination, nous pouvons dire, que, d'après nos observations, nous sommes arrivés à la conclusion que cet orifice intéresse surtout la face dorsale future, et que, abstraction faite des détails, l'inflexion ectoblastique se produit sur tout le pourtour.

Supposons un instant, que l'orifice soit primitivement dirigé en arrière, dans la direction de l'axe de l'embryon futur, et que le phénomène de concrescence ne se produise pas.

Il en résulterait, au point de vue de la compréhension du développement des organes médians dorsaux, et particulièrement de la chorde dorsale, qui nous intéresse pour le moment, les conséquences les plus fâcheuses.

En effet, si l'invagination se produit réellement conformément à nos observations, et si l'inflexion ectoblastique a lieu sur tout le pourtour de l'orifice, alors l'orientation que nous avons cru devoir donner à l'embryon, et les phénomènes de concrescence que nous pensons se produire réellement, nous rendent très bien compte de la formation des organes médio-dorsaux dans la région située en avant de l'orifice, et de l'allongement progressif de ces organes aux dépens de la région d'accroissement de l'embryon.

Au contraire, si les axes de la blastula et de la larve correspondent l'un à l'autre, et s'il n'y a pas de phénomène de concrescence, alors, on ne se rend guère compte de l'évolution ultérieure, du moment que l'inflexion ectoblastique ou l'ébauche notochordale se produit sur tout le pourtour de l'orifice d'invagination. Cette ébauche aurait alors primitivement la forme d'un ruban annulaire, circonscrivant l'orifice dirigé en arrière, et l'on ne voit pas bien, dans ces conditions, comment cette ébauche évoluerait, dans la suite, pour donner naissance à la chorde dorsale définitive.

On m'objectera, aisément, que cette invagination ne se produit pas sur tout le pourtour de l'orifice, que la notochorde ne s'ébauche que dans la région dorsale et, seulement, en avant de l'orifice d'invagination.

Cependant je crois pouvoir conclure de l'étude minutieuse de mes préparations, que l'inflexion ectoblastique se produit de la façon, que j'ai décrite, et que l'ébauche notochordale se constitue sur tout le pourtour de l'orifice d'invagination.

Je signalerai, ici, quoiqu'il ne s'agisse pas de l'*Amphioxus*, les expériences que Driesch (74) a faites récemment sur des embryons d'*Ascidies*.

Les résultats auxquels est arrivé l'auteur, me semblent indiquer que chez les *Ascidies*, le développement de la notochorde se fait d'une façon analogue à ce que nous croyons avoir démontré chez l'*Amphioxus*.

Voici en quoi consistent ces expériences de Driesch (74). L'auteur a coupé *transversalement*, vers le milieu de la longueur, d'une part la jeune gastrula, — " *Bechergastrula* " —,

d'autre part l'embryon plus avancé, chez lequel l'ébauche notochordale était déjà nettement reconnaissable au voisinage de la lèvre antérieure du blastopore rétréci — " *Gestreckte Gastrula* „ —.

Les deux moitiés, antérieure et postérieure, de la jeune gastrula, donnent **chacune** *naissance à une larve dans laquelle on trouve une ébauche notochordale.*

Les deux moitiés, antérieure et postérieure, de l'embryon plus avancé, se comportent différemment ; l'antérieure donne une larve correspondant à la région viscérale, la postérieure évolue au contraire en une larve correspondant à la portion caudale d'une larve urodèle ou d'une Appendiculaire.

Si, du fait qu'il se développe une notochorde, dans chacune des moitiés de la jeune gastrula, on peut conclure qu'il y a, dans chacune de ces moitiés, les matériaux nécessaires pour l'édification de tissu notochordal, nous devons admettre que dans la partie postérieure, de cette jeune gastrula, se trouvent des cellules destinées à faire plus tard partie de l'ébauche notochordale, et, par conséquent, que cette ébauche n'aura pas uniquement pour origine, des cellules siégeant dans la lèvre antérieure de l'orifice de la gastrula.

D'autre part, si l'on peut conclure, des résultats des expériences, faites sur des embryons plus avancés, que le fait, qu'il ne se développe pas de notochorde dans la larve provenant de la moitié antérieure, démontre que l'ébauche notochordale est toute entière dans la moitié postérieure ; cette conclusion s'harmonise également avec notre opinion.

Si les mêmes expériences étaient faites avec des larves d'*Amphioxus* du stade correspondant, où l'orifice d'invagination rétréci se trouve au voisinage de l'extrémité postérieure, il est probable, — a priori —, que la larve provenant de la moitié antérieure posséderait également un rudiment de notochorde, parce que chez l'*Amphioxus* l'ébauche notochordale, à la voûte archentérique s'étend, en avant, beaucoup plus loin que chez les larves d'*Ascidies*. Cette différence est sans doute due à ce que, chez les *Tuniciers*, la chorde ne se développe que dans la

portion caudale, tandis que chez l'*Amphioxus* elle est destinée à s'étendre ultérieurement jusqu'au voisinage de l'extrémité antérieure — *Urochordé* et *Cephalochordé* —.

Quoiqu'il en soit, je crois pouvoir trouver dans les résultats de ces expériences de Driesch (74), un argument en faveur de mon opinion, d'après laquelle l'ébauche notochordale s'étend en arrière de façon à entourer complètement l'orifice d'invagination.

Examinons maintenant l'évolution ultérieure de l'ébauche notochordale. Dans la coupe médiane, représentée par la figure *8*, planche XX, nous voyons qu'à la voûte de la cavité archentérique, la couche interne est formée de cellules très différentes de celles qui constituent le plancher de cette cavité. Ces cellules plus petites et moins riches en éléments deutoplasmiques, font partie de l'ébauche ectoblastique de la notochorde mais nous devons remarquer que du côté de l'extrémité antérieure de l'embryon, il est difficile de fixer la limite de cette ébauche.

Si l'on s'en rapporte à l'exposé des stades successifs, précédents, nous devons admettre que cette limite se trouve à peu près au niveau du point où s'était constituée l'encoche, au début de l'invagination ; disons, sans prétendre que ce soit absolument exact, que cette limite se trouve approximativement au point noir, — ● —, marqué dans le dessin.

En arrière, en dessous de l'orifice d'invagination, la couche interne est également formée, sur une certaine étendue, de petites cellules, que nous considérons comme d'origine ectoblastique et comme représentant une portion de l'ébauche notochordale. Ici, pas plus que du côté de l'extrémité antérieure, il n'est possible de fixer la limite exacte entre l'ébauche notochordale et le reste des cellules du plancher de la cavité archentérique.

Sur des coupes transversales, d'un stade correspondant, vers le milieu de la longueur de l'embryon, nous obtiendrons des images comme celle de la figure *1*, planche XXI.

L'ébauche notochordale se trouve à la voûte de la cavité archentérique ; elle est formée par une couche épithéliale,

étalée plus ou moins horizontalement, suivant le degré d'aplatissement de la face dorsale de l'embryon.

Sur les côtés, on ne peut fixer, à ce moment du développement, la limite exacte de la plaque notochordale. A des stades ultérieurs, l'ébauche notochordale est déprimée, de plus en plus, à mesure que se différencie le nevraxe, et ce n'est que dans des embryons de l'âge de celui dont une coupe transversale est représentée par la figure 5, planche XXI, que la plaque notochordale se montre nettement limitée vis-à-vis du tissu environnant.

La transformation de cette plaque en cordon cylindrique, son individualisation vis-à-vis du mésoblaste d'abord, vis-à-vis de l'hypoblaste ensuite, ont été étudiées et figurées, notamment par Hatschek (11), Lwoff (34) et Samassa (53).

L'ébauche se sépare d'abord du mésoblaste, pour se mettre en rapport de continuité avec l'hypoblaste, et finalement elle se sépare de nouveau de ce dernier. Ces modifications ne se produisent évidemment pas à la fois dans toute la longueur de l'embryon ; au moment où un petit nombre de protosomites se sont formés, la différenciation de la notochorde est plus avancée vers le milieu de la longueur de l'embryon, et elle est de moins en moins différenciée, de ce point, vers l'une et vers l'autre extrémité.

Aux stades ultérieurs, l'ébauche s'allonge, d'avant en arrière, aux dépens de la zone d'accroissement, et la différenciation progresse également dans le sens postéro-antérieur ; on trouve pour la première fois l'ébauche, sous forme de cordon plein, séparé de l'hypoblaste, chez des larves pourvues de neuf paires de protosomites, ce qui est tout à fait conforme aux observations de Hatschek (11).

Au niveau de l'extrémité antérieure de l'ébauche notochordale, se produit un accroissement dans le sens postéro-antérieur. Lwoff (34) qui conclut à l'origine ectoblastique de la notochorde, admet que des cellules endodermiques interviennent, peut-être, dans la formation de l'extrémité antérieure de cet organe.

Je ne vois cependant pas la nécessité, ni la raison, de faire intervenir l'endoderme ou l'endoblaste dans l'ébauche notochordale, du moment qu'il est démontré que la chorde a, dans la plus grande partie de son étendue, une origine ectoblastique.

Sur des coupes frontales, figures *4* et *7*, planche XXII, on trouve au niveau de l'extrémité antérieure de l'ébauche, une accumulation de mitoses, qui nous permet d'admettre que la chorde se prolonge d'arrière en avant par prolifération ou par accroissement intercalaire de son ébauche ectoblastique.

Au moment où, sur des coupes transversales, la plaque notochordale apparaît nettement limitée, à la voûte de la cavité archentérique, elle est constituée par un nombre variable de cellules ; j'ai constaté des variations depuis 6 jusqu'à 9 cellules — figures *5*, *6*, *9* et *10*, planche XXI — ; plus tard, lorsqu'elle se trouve intercalée dans l'hypoblaste, ensuite quand elle s'en est déjà séparée, le nombre des cellules, qu'on peut compter à la coupe transversale, est également variable. L'examen de différentes figures de Hatschek (11) conduit au même résultat, et je ne pense pas pouvoir admettre avec Lwoff (34) — page 86 —, qu'on trouve ordinairement huit cellules, quatre de chaque côté de la médiane, aussi longtemps que les cellules sont disposées régulièrement.

Je suis complètement d'accord avec Lwoff (34) en admettant, contrairement à l'opinion de Hatschek (11), que la plaque notochordale se transforme toute entière en notochorde cylindrique, sans que les parties latérales de cette plaque interviennent secondairement de la constitution de l'hypoblaste digestif.

Je ne me suis pas occupé de l'étude des modifications ultérieures de la chorde dorsale, au point de vue histologique, parce que mes recherches ne se sont pas étendues jusqu'à des stades assez avancés.

Conclusions. — Les conclusions principales que je crois devoir tirer de cette étude du développement de la notochorde de l'*Amphioxus*, c'est que *la chorde dorsale est d'origine ectoblastique* — que *son ébauche fait son apparition sur tout le*

pourtour de l'orifice d'invagination — et qu'*elle s'accroît en longueur, par concrescence des parties latérales qui se trouvent dans la zone d'accroissement de l'embryon, d'abord, à droite et à gauche de l'orifice d'invagination, plus tard, à droite et à gauche du canal neurentérique. — L'extrémité antérieure de la notochorde semble se former également par prolifération ou accroissement intercalaire de la partie antérieure de l'ébauche ectoblastique primitive.*

Genèse du Nevraxe.

De l'exposé que nous venons de faire, de la genèse de l'ébauche notochordale, il résulte évidemment que nous considérons également la plaque médullaire, comme se formant, — à l'exception de son bord antérieur —, par concrescence ou soudure, sur la ligne médio-dorsale, de deux bandes ectoblastiques, latérales et symétriques. Cette formation, d'avant en arrière, d'une ébauche médiane du nevraxe, marche par conséquent de pair, avec la constitution de l'ébauche notochordale médiane, à la voûte de la cavité archentérique.

Sur une coupe transversale, pratiquée vers le milieu de la longueur d'un embryon du stade de la figure *8*, planche XX, et représentée par la figure *1*, planche XXI, on ne distingue pas encore l'ébauche du nevraxe, du reste de la couche externe ectoblastique, parce que les limites ne sont pas encore apparentes.

A un stade ultérieur, un peu plus avancé, figure *2*, planche XXI, ces limites sont déjà marquées par une disposition spéciale des noyaux, au voisinage des bords de la face dorsale de l'embryon, et dans la figure *3*, de la même planche, on voit le commencement du recouvrement de l'ébauche du nevraxe, par le futur épiderme de la larve.

Je crois inutile d'exposer en détail, les transformations successives de cette plaque nerveuse, en gouttière puis en tube médullaire ; on peut constater cette évolution progressive, sur des coupes transversales représentées par différents dessins de mes planches.

Tout cela est conforme aux observations de HATSCHEK (11) qui a décrit ces phénomènes avec détails, et qui accompagne sa description de nombreuses figures.

Ce qui me paraît, au contraire, présenter un intérêt suffisant, pour que je m'y arrête un peu plus longuement, c'est le mode de recouvrement de l'ébauche du nevraxe par l'épiderme.

KOWALEVSKY (9) a, le premier, décrit ce chevauchement précoce de l'épiderme au dessus du système nerveux ; d'après cet auteur, le phénomène débuterait au bord postérieur du blastopore, pour s'étendre au dessus de l'orifice. Ensuite, la lame épidermique s'étendrait, d'arrière en avant, sur la face dorsale, en même temps que l'épiderme se détacherait des deux bords de la plaque médullaire pour progresser, de dehors en dedans, par dessus l'ébauche nerveuse.

HATSCHEK (11) donne de ce phénomène une description conforme à celle de KOWALEVSKY (9).

SAMASSA (53) a vu les choses se passer autrement ; il a trouvé le blastopore encore ouvert vers l'extérieur, chez des embryons dont la face dorsale était déjà, en majeure partie, recouverte par la lame épidermique. L'auteur conclut, de cette observation, que le chevauchement débute sur les bords latéraux de la plaque médullaire, pour s'étendre ensuite sur la face dorsale, et qu'ultérieurement cette lame épidermique va recouvrir l'orifice blastoporique, en gagnant progressivement d'avant en arrière pour se fusionner avec l'ectoderme au niveau de la lèvre ventrale du blastopore.

L'examen de la figure *10* de MAC BRIDE (49), semble indiquer que cet auteur a également eu sous les yeux, un embryon d'*Amphioxus*, chez lequel la lame épidermique existait, du côté du dos, à un moment où le blastopore était encore ouvert. Malheureusement, il y a dans cette figure une disposition tout à fait anormale : on y voit l'ébauche notochordale contourner la lèvre dorsale du blastopore et se continuer dans la lame épidermique. MAC BRIDE (49) ne parle du reste pas, dans le texte, de ce phénomène de chevauchement ; il donne l'explication de cette figure *10*, comme suit : " — Sagittal section of com-

„ pleted gastrula. The blastopore has been shifted to the „ dorsal side (in consequence of a slight obliquity, a piece of „ the medullary fold is included in the section). „

J'ai retrouvé dans un assez grand nombre de larves d'*Amphioxus*, la disposition décrite par SAMASSA (53).

La figure *10*, planche XX, représente la coupe sagittale médiane d'un tel embryon. Du côté du dos, nous trouvons une lame épidermique, au-dessus de la plaque médullaire. Cette lame s'étend déjà très loin en avant, jusqu'au point *n*, qui représente en somme à ce moment *le futur neuropore.* En arrière la lame s'arrête au niveau de la lèvre antérieure de l'orifice d'invagination. Celui-ci débouche encore directement à l'extérieur.

Au niveau de la lèvre postérieure, nous trouvons, dans cette larve, une disposition intéressante. La lame épidermique, déjà séparée du reste de l'ectoblaste, a commencé à s'étendre au dessus de l'orifice d'invagination, pour aller à la rencontre de la lame dorsale et se souder avec elle. Dans la couche interne de l'ancienne lèvre postéro-ventrale, on remarque la présence de deux petites cellules dont l'une est en mitose.

Dans la figure *11*, planche XX, qui représente également une coupe médiane, il s'agit d'un embryon chez lequel la lame épidermique s'est complétée au dessus de l'orifice d'invagination. On peut déjà, à partir de ce stade, donner à l'orifice d'invagination, en communication d'une part avec l'archenteron et d'autre part avec un espace représentant la future gouttière ou le futur canal médullaire, le nom de *canal neurentérique — c. n. —*.

Sur cette coupe, figure *11*, la couche interne s'est régularisée, au niveau de l'ancienne lèvre postéro-ventrale, et on y trouve encore une fois deux cellules en mitose.

Dans l'ancienne lèvre antéro-dorsale, on observe également deux karyokinèses, l'une à la partie postérieure de la plaque médullaire, l'autre dans la plaque notochordale.

Cette multiplication cellulaire, abondante, me paraît indiquer qu'il existe sur tout le pourtour du canal neurentérique, ce que nous avons désigné sous le nom de *zone d'accroissement.*

La disposition que l'on observe dans la figure *10*, planche XX, me paraît indiquer que les deux petites cellules qu'on y trouve au sommet de la couche interne, faisaient partie de la couche externe, à un stade immédiatement antérieur ; voici pour quelle raison il y a lieu de croire qu'il en était réellement ainsi.

Avant que le chevauchement de cette lame épidermique ne commence, l'ébauche du nevraxe est constituée par une plaque ectoblastique, siégeant à la face dorsale de l'embryon, et se continuant, sur les côtés de l'orifice d'invagination et jusqu'au milieu de la lèvre postéro-ventrale, en une étroite bande ectoblastique, constituant dans la couche externe de la larve, une zone qui règne le long du bord de l'orifice d'invagination.

Cette bordure ectoblastique constitue, dans la couche externe, la zone d'accroissement du nevraxe, comme la zone ectoblastique que nous avons décrite, dans la couche interne, constitue la zone d'accroissement de l'ébauche notochordale.

Nous avons vu que les limites latérales de la plaque ectoblastique dorsale, c'est-à-dire de la future plaque médullaire, ne se dessinent qu'au moment où le recouvrement de cette plaque, par la lame épidermique, débute le long des bords droit et gauche de la face dorsale de l'embryon.

Je n'ai pu poursuivre l'extension progressive de ces limites, sur le pourtour de l'orifice d'invagination, mais à en juger d'après la figure *10*, planche XX, cette limite doit, à un moment donné, s'indiquer au niveau de la lèvre postérieure, et le fait que nous trouvons dans la coupe médiane ces deux petites cellules situées au sommet de la couche interne, me porte à croire que cette limite apparaît un peu en dessous du bord de l'orifice d'invagination, et qu'un petit nombre de cellules ectoblastiques, qui, à ce moment, représentent encore, dans la couche externe, la partie tout à fait postérieure de l'ébauche du nevraxe, sont refoulées, vers l'intérieur, pendant que le repli épidermique gagne vers le haut pour commencer à oblitérer l'orifice d'invagination. Ces petites cellules, amenées vers l'intérieur, se trouveront placées dans la zone d'accroissement

de l'embryon, immédiatement au dessus de la partie tout à fait postérieure de l'ébauche notochordale.

Les choses se passent probablement de même sur les côtés de l'orifice, et le résultat final sera, que la lame épidermique recouvrira complètement, l'ébauche du nevraxe, à l'exception de la partie antérieure de la place ectoblastique dorsale, qui arrive encore à la surface, en avant du futur neuropore.

On voit, dans la figure *4*, que la lame épidermique a oblitéré, déjà complètement, l'orifice qui est encore en communication avec l'extérieur dans la figure *3*, tandis que la lame épidermique s'étend déjà plus loin, vers l'avant, dans la figure *10*, que dans la figure *11* ; la cause de ces différences doit être cherchée dans des variations individuelles, quant à la précocité plus ou moins grande de l'extension du repli épidermique autour et au dessus de l'orifice d'invagination.

Quelle est la signification de cette lame épidermique ? Eismond (33) à la suite de considérations, basées sur les recherches de Kowalevsky (9) et de Hatschek (11) émet l'hypothèse, que ce recouvrement d'arrière en avant, du blastopore et de la plaque médullaire de l'*Amphioxus*, par une lame épidermique, serait un phénomène présentant des rapports phylogénétiques avec l'épibolie qui se produit chez les Vertébrés possédant des œufs riches en deutoplasme, et que le phénomène qui se passe chez l'*Amphioxus*, pourrait être dérivé de l'épibolie qui se produit chez un grand nombre de *Vertébrés*.

Eismond (33) admet *que les œufs de l'Amphioxus sont devenus secondairement pauvres en deutoplasme* et que chez ses ancêtres existaient des œufs beaucoup plus riches en éléments nutritifs.

L'étude minutieuse de l'œuf de l'*Amphioxus*, de la segmentation et de la gastrulation, nous a conduit à des conclusions très différentes.

Nous avons vu, tout d'abord, que l'œuf de l'*Amphioxus*, quoiqu'étant de volume très réduit, est relativement très riche en éléments deutoplasmiques, *et répond parfaitement au type des œufs telolécithes.*

Par suite de l'existence d'une symétrie bilatérale dans l'œuf

d'*Amphioxus*, la segmentation s'accomplit dans des conditions particulières, qui font que la symétrie bilatérale persiste manifestement, à tous les stades de la segmentation et se retrouve dans la blastula.

La gastrulation se produit, de telle façon, que l'on observe pendant cette période du développement un phénomène d'enveloppement progressif de l'endoblaste par l'ectoblaste, et ce phénomène doit être considéré, comme une épibolie primitive, d'où l'on peut dériver l'épibolie qui se produit chez les *Cyclostomes et chez un grand nombre de Vertébrés*, l'épibolie prenant de plus en plus d'importance et devenant de plus en plus évidente, à mesure que les œufs deviennent plus volumineux et plus riches en deutoplasme.

L'extension de l'épiderme au dessus de l'ébauche du nevraxe de l'Amphioxus, est un phénomène d'un tout autre ordre. Au moment où elle commence à se produire, *l'épibolie proprement dite est achevée*, et ce recouvrement de la plaque médullaire et de l'orifice d'invagination par l'épiderme doit être considéré comme un processus identique à celui qui se passe chez la plupart des Vertébrés pendant la transformation de la plaque médullaire en gouttière, puis en tube médullaire.

La différence entre les phénomènes qui se passent chez l'*Amphioxus* et ceux que l'on observe chez les *Vertébrés possédant des œufs volumineux*, résulte de ce que le recouvrement est beaucoup plus précoce chez l'*Amphioxus*, probablement à cause de la petitesse de l'œuf, et à cause de l'extension rapide de l'épiderme par suite d'une abondance relative des multiplications cellulaires, dans cette partie de l'embryon.

Je ne veux pas dire par là, qu'à cette période du développement, il se produise, pour ainsi dire, un arrêt dans les multiplications cellulaires en d'autres points de la larve, et qu'il soit nécessaire d'admettre une activité particulière, localisée dans l'épiderme. On peut trouver, à ce moment, comme à tout autre moment, des mitoses dans n'importe quelle partie de l'embryon; mais conformément à la loi générale, dont nous avons trouvé la vérification à tous les stades de l'ontogenèse, on peut admettre

que les cellules puissent se diviser plus rapidement et plus souvent, là où elles sont plus petites et moins riches en deutoplasme. Dans des coupes, comme celle qui est représentée par la figure *3*, planche XXI, on observe un grand nombre de mitoses dans l'épiderme, et il paraît évident, que cette multiplication abondante des cellules peut être la cause déterminante du chevauchement qui débute, à ce stade, sur les bords de la face dorsale de l'embryon.

La cause du chevauchement serait analogue, à celle qui détermine l'épibolie, mais les deux phénomènes sont d'ordre très différent, et n'ont nullement la même signification morphologique.

Les modalités, d'après lesquelles s'accomplit, d'après mes observations et d'après celles de Samassa (53), le phénomène de recouvrement de l'ébauche du nevraxe, par l'épiderme, sont intéressantes, si l'on fait la comparaison avec le développement du système nerveux chez les Vertébrés.

Abstraction faite, des types chez lesquels l'ébauche du tube nerveux est primitivement solide — *Cyclostomes et Poissons osseux* —, on peut dire que, chez les Vertébrés, la plaque médullaire médiane, se différencie dans un plan plus ou moins horizontal, en plaque commissurale et en plaques médullaires latérales. Celles-ci, en continuité avec les lames épidermiques, se soulèvent pour transformer l'ébauche du nevraxe en gouttière de plus en plus profonde, et finalement, celle-ci se transforme en tube médullaire, après soudure des bourrelets médullaires, suivant la ligne médio-dorsale. A ce moment, les lames épidermiques, droite et gauche, se mettent en continuité l'une avec l'autre, et, dans l'étendue de la soudure, l'ébauche du nevraxe est maintenant recouverte par l'épiderme.

Cette transformation en tube médullaire, chez les Vertébrés, s'achève, en premier lieu, au niveau du futur *cerveau moyen*, et de ce point, la soudure, sur la médiane, s'étend de plus en plus vers l'arrière et également vers l'avant.

Nous trouvons donc quelque chose d'analogue chez l'*Amphioxus*, en ce sens que la lame épidermique se complète, en premier lieu, au niveau de la médio-dorsale, vers le milieu de

la longueur de l'embryon, puis, la lame se complète rapidement vers l'arrière et la soudure se continue également vers l'extrémité antérieure.

En arrière, chez l'*Amphioxus*, l'épiderme recouvre rapidement l'orifice d'invagination, que nous avons considéré comme l'homologue du sillon primitif des Vertébrés supérieurs, et c'est là, évidemment un processus tout particulier à l'*Amphioxus*; phénomène dont nous devons encore une fois trouver la raison d'être, dans la petitesse de l'embryon. En avant, persiste, pendant un temps assez long, un orifice mettant en communication avec l'extérieur le futur canal médullaire, cet orifice est le neuropore, dont nous trouvons l'homologue chez les Vertébrés supérieurs.

Il y a donc une analogie frappante, pendant un petit temps il est vrai, entre la formation et la disposition de cette lame épidermique, d'une part chez l'*Amphioxus*, d'autre part chez les *Vertébrés*. Si le recouvrement de la face dorsale, par l'épiderme, se fait d'une façon si précoce chez l'*Amphioxus*, longtemps avant que ne se constitue un tube médullaire, il est à remarquer cependant que, conformément aux observations de HATSCHEK (11), le tube médullaire se ferme également, en premier lieu, chez l'*Amphioxus*, à une certaine distance en avant du canal neurentérique, et le tube se complète, à partir de ce point, vers les extrémités de l'embryon ; ceci, constitue une analogie de plus entre l'évolution du nevraxe chez l'*Amphioxus*, et chez les *Vertébrés*.

Les conclusions qui se dégagent, de cette étude de la genèse du nevraxe, sont les suivantes :

1° *Au moment où l'invagination gastruléenne est achevée, l'ébauche ectoblastique du nevraxe est formée par une plaque dorsale médiane, qui se continue en arrière dans une zone ectoblastique bordant l'orifice d'invagination ;*

2° *La plaque médullaire médiane s'allonge, d'avant en arrière, par concrescence des parties latérales de la zone d'accroissement*;

3° *Le chevauchement de l'épiderme au dessus de l'ébauche du nevraxe est un phénomène, auquel on peut reconnaître, une cause déterminante analogue à celle qui détermine l'épibolie, mais ces deux phénomènes ne peuvent être confondus au point de vue morphologique;*

4° *Le fait que cette lame épidermique se complète d'abord en avant du reste de l'orifice d'invagination, et le fait que le tube médullaire se ferme, ultérieurement, d'abord dans la même région, montrent une certaine analogie entre le développement du nevraxe chez l'Amphioxus, d'une part, et chez les Vertébrés, d'autre part.*

Genèse du Mésoblaste.

La formation du mésoblaste, chez l'*Amphioxus*, a été décrite en premier lieu par KOWALEVSKY (9). Quelques années plus tard, HATSCHEK (11) a repris cette étude, et décrit, d'une façon beaucoup plus détaillée, le développement des protosomites.

Conformément aux observations concordantes de ces deux auteurs, la formation du mésoblaste débute, à la voûte de la cavité archentérique, à droite et à gauche de l'ébauche notochordale, sous forme de deux gouttières longitudinales, débouchant dans la cavité intestinale primitive.

Ces deux gouttières se subdivisent, ultérieurement et progressivement, d'avant en arrière, en saccules qui communiquent encore, chacun par un orifice, avec la cavité archentérique. Cette subdivision des gouttières par plissement de leur voûte, est l'origine de la segmentation métamérique. Ultérieurement ces replis, s'accentuent, deviennent des cloisons épithéliales doubles, séparant les uns des autres les saccules mésoblastiques successifs. L'orifice de communication, de chaque saccule avec l'archenteron, se réduit puis se ferme, d'autant plus tôt que l'on considère un saccule situé plus en avant, et il en résulte la formation de vésicules closes situées, par paires, à droite et à gauche de la notochorde, séparées l'une de l'autre,

dans le sens antéro-postérieur par des cloisons doubles. Ces vésicules mésoblastiques sont les protosomites. Chacun de ceux-ci possède une petite cavité, qui n'est qu'une portion de la cavité archentérique, et ces protosomites continuent à se détacher, par paires, dans le sens antéro-postérieur.

Kowalevsky (9) et Hatschek (11) considèrent le mésoblaste comme d'origine endodermique, au même titre que la notochorde.

Lwoff (34) s'est également occupé du développement du mésoblaste, chez l'*Amphioxus*.

Abstraction faite de quelques discussions, sur des détails concernant le mode d'apparition des gouttières longitudinales, à la voûte de la cavité archentérique, et sur les causes déterminantes de ces plissements, on trouve dans la manière de voir de cet auteur, deux points importants, sur lesquels il n'est pas d'accord avec ses prédécesseurs.

D'après Lwoff (34) le feuillet médial de la gouttière mésoblastique serait ectoblastogène, le feuillet pariétal, au contraire, procéderait de l'endoderme. En second lieu, les cavités des segments primordiaux, ne seraient pas des restes de la cavité de la gouttière primitive ; l'auteur prétend que les protosomites, au moment où ils s'isolent, deviennent, par disparition de la cavité, des ébauches solides ; plus tard, par écartement des cellules, se forme une nouvelle cavité et ce serait, là seulement, la cavité cœlomique. Ces cavités, de nouvelle formation, apparaîtraient seulement au moment où les segments primordiaux commencent à s'étendre vers la face ventrale. L'entérocœlie ne serait qu'apparente, chez l'*Amphioxus*, la cavité du corps se formant, comme chez tous les *Vertébrés*, par écartement des cellules mésoblastiques.

Samassa (53) a repris l'étude de la formation du mésoblaste, chez l'*Amphioxus*. Il conclut de ses observations, que la cavité des protosomites persiste, et devient le cœlome. La cavité disparaît souvent, complètement, en tant que cavité, sauf dans la première et parfois dans la seconde paire de segments primordiaux. Dans les autres segments, elle devient virtuelle

pendant un petit temps, par accollement des feuillets splanchnique et somatique [1] des somites, mais, ultérieurement, par écartement des épithéliums, la cavité devient de nouveau réelle et représente la cavité du corps.

Au sujet des " *Polzellen* „ qu'il n'a pas retrouvées, Samassa (53) conclut avec Lwoff (34) à la non-existence, chez l'*Amphioxus*, de mésoblaste prostomial, dans le sens attribué à ce mot par Rabl (18) dans la " *Théorie du mésoderme* „.

D'après Samassa (53) il ne se développe, chez l'*Amphioxus*, que du mésoblaste gastral, qui n'a aucun rapport avec le blastopore. Le mésoblaste prostomial, des Vertébrés possédant des œufs riches en deutoplasme, serait une acquisition cœnogénétique, en relation avec l'apparition de l'épibolie, et l'auteur considère comme aussi peu fondée qu'inutile, l'hypothèse de Rabl (18) et de Sobotta (46), d'après laquelle la pauvreté en *deutoplasme* serait, dans l'œuf de l'*Amphioxus*, un caractère, acquis, secondairement.

Mac Bride (49) décrit la formation du mésoblaste de l'*Amphioxus*, aux dépens de cinq diverticules de l'intestin primitif. Il trouve des analogies frappantes avec les faits que Bateson (13) a décrits dans le développement du *Balanoglosse*, et semble vouloir établir qu'on retrouve, chez l'*Amphioxus*, la segmentation " *Archimérique* „, que Mastermann (50) a admise dans une série de formes, groupées sous le nom d'*Archicœlomates*.

Je dirai dès à présent, que, dans mes nombreuses préparations je n'ai jamais vu, quoi que ce soit, qui puisse avoir des rapports avec une semblable évolution du mésoblaste chez l'*Amphioxus*, et je dois encore une fois répéter que certaines figures, qui accompagnent le mémoire de Mac Bride (49), dénotent, évidemment, une mauvaise conservation du matériel.

Je ne suivrai pas Hatschek (11), Lwoff (34), Samassa (53) et Mac Bride (49) dans les discussions au sujet des facteurs mécaniques qui peuvent intervenir dans la formation des gout-

(1) L'auteur emploie ces termes, sans tenir compte des observations de Hatschek, sur le sort ultérieur des protosomites.

tières médullaire, notochordale et mésoblastiques ; je ne veux m'occuper spécialement que de trois questions :

I. *La formation du mésoblaste, dans ses rapports avec l'orifice d'invagination.*

II. *L'Enterocœlie.*

III. *L'alternance des segments, ou le chevauchement des parties homodynames de droite et de gauche.*

I. *Formation du mésoblaste, dans ses rapports avec l'orifice d'invagination.*

Je ne reviendrai pas, sur ce que nous avons vu précédemment, au sujet de la constitution de l'œuf, et au sujet des caractères de la segmentation. Je rappellerai seulement, que, malgré sa petitesse, l'œuf est relativement très riche en deutoplasme, qu'il présente une symétrie bilatérale, et que la gastrulation est, chez l'*Amphioxus,* un phénomène très compliqué, par suite de l'existence d'un processus épibolique, débutant au niveau de la lèvre antéro-dorsale de l'orifice d'invagination, et s'accompagnant d'une inflexion ectoblastique.

Du moment qu'il n'est pas possible de distinguer dans l'œuf d'*Amphioxus*, une région spéciale, différenciée, que l'on pourrait considérer comme donnant naissance, dans la suite, au mésoblaste, et du moment que pendant la segmentation nous ne trouvons pas un groupe de cellules, qui semble avoir spécialement cette destinée, nous n'avons aucune raison d'admettre que l'ébauche du futur mésoblaste se trouve localisée, en un point déterminé de la blastula ; mais, il y a lieu de croire que cette ébauche occupe une zone, sur tout le pourtour de l'axe principal, et d'après les observations faites sur la segmentation et la gastrulation, nous pouvons, si nous nous reportons au stade de la figure 8, planche XX, — conclure à l'existence d'une zone mésoblastique, sur tout le pourtour de l'ébauche notochordale.

Nos observations nous ont conduit à considérer, comme d'origine ectoblastique, la voûte de l'archenteron, dans la partie située en avant de l'orifice d'invagination, et à la conclusion

que cette voûte ectoblastique se continue sur tout le pourtour de cet orifice, dans une zone plus ou moins étendue de la couche interne de ce stade.

Cette partie ectoblastique de la couche interne de l'embryon, constitue certainement, pensons nous, l'ébauche de la notochorde, toute entière, et c'est sur le pourtour de cette ébauche notochordale, que nous croyons devoir trouver l'ébauche du mésoblaste. Celui-ci se développera donc aux dépens d'un ruban plus ou moins circulaire, courant, dans la couche interne de l'embryon, en avant, sur les côtés et en arrière de la région correspondant à l'orifice d'invagination. Nous ne voyons pas plus la possibilité de fixer la limite exacte entre ce ruban mésoblastique, et le reste de la couche interne — qui doit fournir l'hypoblaste digestif, — que nous n'avons pu nettement délimiter, à ce stade, l'ébauche notochordale vis-à-vis du reste de la couche interne de l'embryon. Nous ne pourrions donc pas entreprendre de discuter la question de savoir si l'ectoblaste intervient pour une part, et pour quelle part, dans l'édification du mésoblaste de l'*Amphioxus*.

Il n'est pas possible de dire si nous pouvons admettre, et jusqu'à quel point, une homologie entre l'ectoblaste et l'endoblaste de l'*Amphioxus* d'une part, et le blastophore et le lecitophore des *Amniotes* d'autre part. Chez ces derniers, il est évident, que tout le mésoblaste provient du blastophore, à la suite de l'apparition, au niveau du sillon primitif, d'une introflexion, qui donne naissance au mésoblaste archentérique ou gastral et au mésoblaste prostomial.

Si l'on voulait retrouver dans les cellules polaires de Hatschek (11) l'homologue du mésoblaste prostomial des *Vertébrés*, considérer l'orifice d'invagination comme étant situé primitivement à l'extrémité postérieure, et ne pas admettre de rapport entre cet orifice et l'ébauche du mésoblaste, on arriverait évidemment avec Lwoff (34) et Samassa (53) à la conclusion, que le mésoblaste prostomial n'existe pas chez l'*Amphioxus*, du moment que les cellules polaires font défaut.

Mais si nous tenons compte 1° de l'orientation que nous avons

donnée à l'ootide, par rapport à l'orientation de la larve future ; *2º* de ce fait, que, primitivement, l'orifice d'invagination est presque tout entier compris dans la future face dorsale : *3º* de ce que l'invagination gastruléenne s'accompagne d'un véritable phénomène d'épibolie, et d'une inflexion ectoblastique. — deux phénomènes qui débutent au niveau de la lèvre antéro-dorsale et s'étendent ensuite, de proche en proche, sur tout le pourtour de l'orifice d'invagination ; *4º* de ce que la paroi dorsale de l'embryon se constitue par concrescence d'une partie des lèvres latérales, pendant que s'achève l'invagination gastruléenne ; *5º* de ce que, au moment où l'invagination gastruléenne peut être considérée comme terminée, l'ébauche notochordale existe, à la voûte de la cavité archentérique, et se continue en arrière dans les lèvres latérales de l'orifice d'invagination ; et enfin *6º* de ce que, sur le pourtour de l'ébauche notochordale, se trouve une zone mésoblastique continue ;

Alors, nous pouvons voir, entre l'ébauche du mésoblaste et l'orifice d'invagination, des rapports qui nous permettent de *distinguer, chez l'Amphioxus, un mésoblaste gastral et un mésoblaste prostomial, malgré l'absence des cellules polaires de* HATSCHEK (11).

Le mésoblaste gastral, nous le retrouvons dans cette partie de l'ébauche mésoblastique, qui entoure la plaque notochordale, constituée, à ce moment, à la voûte de la cavité archentérique, et le mésoblaste prostomial sera représenté par cette partie de l'ébauche mésoblastique qui existe dans la zone d'accroissement, sur le pourtour du reste de l'orifice d'invagination, en dehors de la partie postérieure de l'ébauche notochordale.

Nous sommes arrivés à la conclusion, qu'il n'existe, à aucun moment du développement de l'*Amphioxus*, un orifice répondant, exactement, au blastopore, ce mot étant pris dans le sens d'un orifice dont le bord aurait une constitution uniforme et marquerait la limite entre les deux feuillets primitifs, endoderme et ectoderme, et nous avons considéré l'orifice d'invagination, variable, aux stades successifs de l'invagination, par la constitution de son bord, par sa dimension et par sa situation, comme

étant l'homologue du sillon primitif des *Vertébrés* supérieurs.

Maintenant nous devons préciser davantage, en disant que si nous considérons l'orifice d'invagination, dans toute son étendue, dans son ensemble, depuis le moment de l'apparition de son bord antérieur primitif, — en avant de la première encoche d'invagination, — jusqu'au niveau de son bord postérieur, — au moment où la cavité de segmentation est disparue complètement, c'est-à-dire où l'invagination gastruléenne peut être considérée comme achevée, — alors, cet orifice correspond d'une part à cette partie de la face dorsale de l'embryon des Vertébrés supérieurs, dans la région de laquelle n'apparaît plus de sillon primitif, et dans laquelle s'étend le mésoblaste archentérique, et d'autre part à la partie du sillon primitif, aux dépens des lèvres latérales de laquelle se développe ultérieurement, d'avant en arrière, presque toute la partie segmentée de l'embryon.

Nous trouvons donc chez l'*Amphioxus*, dans la voûte dorsale, — qui se constitue par concrescence, pendant que l'invagination gastruléenne s'achève, — l'homologue de cette partie du *blastophore* [1] qui chez les *Vertébrés* supérieurs se trouvera dans la région envahie par le mésoblaste gastral, partie dans laquelle le sillon primitif n'apparaît plus chez ces animaux.

Nous pouvons donc admettre l'existence d'un mésoblaste gastral et d'un mésoblaste prostomial chez l'*Amphioxus* ; il faut cependant remarquer que ce ne sont que deux parties d'une même formation morphologique, car, il est certain, qu'avant la constitution de la voûte dorsale de l'embryon, par concrescence, l'ébauche mésoblastique affecte, en avant et sur les côtés de l'orifice d'invagination, la disposition que nous lui trouvons ultérieurement dans la zone d'accroissement.

Le mésoblaste gastral de l'*Amphioxus*, va donner naissance, à droite et à gauche de la notochorde, à des vésicules mésoblastiques, qui présentent certains caractères particuliers au point

---

[1] Les mots : *blastophore* et *lecitophore* ont été créés, en 1888, par Ed. Van Beneden (17).

de vue de l'enterocœlie, et au point de vue du chevauchement des parties homodynames de droite et de gauche.

II. *Enterocœlie.*

D'après les observations de Kowalevsky et de Hatschek, les cavités des segments primordiaux, sont des dérivés de l'archenteron, et ces cavités persistent, pour devenir la cavité cœlomique. Il est vrai, que Kowalevsky (9) fait remarquer que la cavité reste beaucoup plus apparente dans la première paire, et qu'elle disparaît complètement dans les suivantes. Cependant, il dit, à la page 190 —, : " Ich halte es doch für sehr möglich „ das dieselbe (la cavité) — zu dem Spalt wird, welcher das „ Darmrohr mit seinen Peritonium und Mesenterium, von der „ Leibeswand trennt, resp. zur Leibeshöhle „. Hatschek (11), dans la description d'une larve à cinq paires de protosomites, fait observer, — à la page 40, — " die Ursegmenthöhle ist an „ den hinteren Ursegmenten viel schmäler „ — et à la page 38, au sujet de la communication des saccules mésoblastiques avec l'archenteron, il dit : " Besonders gross ist die Oeffnung des „ ersten segmentes „.

Lwoff (34) déclare, à la page 80, " Nun habe ich gefunden „ das die Höhlen, der mesodermfalten, Keineswegs zur „ Leibeshöhle werden. Diese Höhlen verschwinden in *jedem* „ *Ursegmente* bald, nachdem sich dasselbe abgeschnürt hat. „ Dan bilden sich durch Auseinanderweichen der Zellen, die „ Höhlen, die unmittelbar in die Leibeshöhle übergehen „.

Quoique l'auteur parle ici de tous les protosomites, — *in jedem Ursegmente* — il fait cependant des réserves pour la première paire, à la page 82 — " Es ist mir bis jetzt nicht „ gelungen, das erste segment ohne Höhle zu finden „.

Au sujet du mode de disparition et de réapparition de la cavité, Lwoff (34) ajoute, page 84, " Diese Deutung des „ Vorganges ist vielleicht etwas subjectif „ — mais, toutefois, la conclusion principale de l'auteur, c'est que l'*Amphioxus* ne serait pas un entérocœlien et qu'il n'existe pas de véritable enterocœlien, dans toute la série des Chordés.

Les observations de Samassa (53) l'ont conduit à admettre

la persistance des cavités dans les protosomites. Ces cavités peuvent disparaître passagèrement, en tant que cavités réelles, mais elles restent en ce cas virtuelles, et le caractère épithélial des vésicules mésoblastiques se maintient à tous les stades. D'autre part, d'après cet auteur, les cavités restent réelles à tous les moments du développement, dans la première et parfois dans la seconde paire de protosomites.

A la suite des recherches que j'ai entreprises, je dois me ranger à l'avis de Kowalevsky (9) de Hatschek (11) et de Samassa (53), en admettant que les cavités des protosomites persistent à tous les stades, comme réelles ou virtuelles, que ces cavités se transforment directement en cavité cœlomique, et que l'*Amphioxus* est un véritable entérocœlien.

Il est intéressant de constater, que tous ceux qui se sont occupés de cette question, ont remarqué une différence entre la première paire ou les deux premières paires d'une part, et les paires suivantes d'autre part.

J'ai également observé cette particularité dans toutes les larves examinées, et je dois ajouter que, dans la zone d'accroissement, la cavité est déjà souvent virtuelle, avant que les saccules cœlomiques ne soient séparés des ébauches notochordale et hypoblastique, — figures *9* et *10*, planche XXI et figure *18*, planche XXII.

L'examen attentif, d'une série de coupes transversales, d'une larve chez laquelle la *huitième* paire de protosomites était en voie de formation, nous permet de constater les faits suivants :

Les dessins de la planche XXII, figures *10* à *19*, ont été faits d'après une série complète de coupes d'une même larve ; la série comprenait en tout *quarante et une* coupes. Les figures *10* à *19*, représentent respectivement et successivement, en allant de l'extrémité antérieure vers l'extrémité postérieure, la *8*e, *11*e, *15*e, *19*e, *21*e, *22*e, *25*e, *28*e, *31*e, et la *34*e coupe.

Sur la *8*e coupe, on observe à la voûte de la cavité archentérique, à droite et à gauche de l'ébauche notochordale, deux diverticules qui donnent naissance, tardivement, dans cette région, à une nouvelle paire de vésicules, qui sera la première

dans l'ordre *topographique*. Cette formation a été décrite par HATSCHEK (11) — page 61 du texte, et figures 105, 106, — sous le nom de " Bildung zweier vorderer Endodermsäckchen ".

A droite et à gauche de la notochorde nous trouvons la coupe de l'extrémité antérieure de deux prolongements que les vésicules mésoblastiques de la première paire formée, envoient vers l'extrémité antérieure de la larve. Ces prolongements ont également été décrits par HATSCHEK (11) — page 57 — " das „ erste Ursegment wächst in einen stumpfen Fortzatz nach „ vorne aus ".

La *11*e coupe, figure *11*, planche XXII, passe au niveau des cavités de la première paire (*chronologiquement parlant*) de protosomites. Les cavités sont très nettes, et chacune d'elle est coupée à peu près au niveau de son centre.

La *15*e coupe, figure *12*, planche XXII, passe au niveau de la deuxième paire formée ; la cavité est un peu plus développée d'un côté que de l'autre, parce que les deux protosomites de cette paire ne se correspondaient pas dans toute leur longueur dans le sens transversal.

Les *19*e, *22*e, *25*e et *28*e coupes, figures *13, 15, 16* et *17*, planche XXII, passent au niveau des *3*e, *4*e, *5*e, et *6*e paires de protosomites. Dans la *19*e, on voit une petite cavité réelle du côté droit, tandis qu'à gauche elle est virtuelle. Dans les segments suivants, la cavité virtuelle est également indiquée, mais pas avec la même netteté des deux côtés, parce que ces coupes ne passent jamais au même niveau des deux protosomites d'une même paire (*voir chapitre suivant*). Il est à remarquer que les mitoses, que l'on rencontre dans les coupes des ébauches mésoblastiques, là où la cavité virtuelle est indiquée, sont toujours orientées parallèlement à la cavité. Il en résulte que ces mitoses indiquent simplement une extension de la paroi des vésicules mésoblastiques, et ne plaident nullement en faveur de l'idée de LWOFF (34), d'après laquelle cette multiplication cellulaire aurait pour résultat la formation d'un amas irrégulier de cellules.

La *21*e coupe, figure *14*, planche XXII, passe justement,

du côté gauche, au niveau du dissépiment, ou cloison intersegmentaire ; ici, nous voyons une mitose radiairement dirigée, par rapport à l'ébauche mésoblastique ; mais en réalité cette karyokinèse est tout de même dans le plan de la paroi de la vésicule mésoblastique. Il est probable, comme SAMASSA (53) l'a déjà fait remarquer, que ce sont des coupes semblables qui ont introduit LWOFF (34) en erreur.

La *31e* coupe, figure *18*, planche XXII, intéresse la septième paire en formation ; les vésicules sont encore en communication avec l'archenterou, et, d'un côté, nous constatons ici, que la cavité est déjà virtuelle.

La *34e* coupe, figure *19*, planche XXII, indique l'ébauche de la huitième paire.

De l'étude de toute cette série de coupes, nous pouvons conclure, que la cavité persiste, réelle ou virtuelle, dans tous les protosomites et que les deux premières paires, *chronologiquement parlant*, présentent un caractère spécial, en ce que la cavité y reste toujours bien nette et réelle, à tous les stades, tandis que, dans les paires suivantes, la cavité devient virtuelle pendant un certain temps, parfois déjà, avant la séparation complète de l'archenteron.

A propos des figures mitosiques, dont nous avons remarqué la position particulière dans quelques-unes de ces images, je signalerai encore les figures *1*, *3* et *4* de la planche XXII, et les figures *13* et *14*, de la planche XXI, dans lesquelles on peut observer la même orientation des karyokinèses vis-à-vis de la cavité des protosomites.

Ajoutons à cela les remarques suivantes :

1° HATSCHEK (11) a fait cette observation, que l'orifice par lequel la cavité de la première paire de protosomites communique avec l'archenteron, est particulièrement grand.

KOWALEVSKY (9) a fait la même constatation. Cela me paraît en rapport avec le fait, constaté par tous les auteurs, que la cavité reste bien apparente et réelle dans cette première paire, pendant toute la durée du développement. J'ajouterai que cela est probablement la cause de ce que l'orifice de communication

se ferme tardivement pour cette première paire, et de ce que, chez un embryon où la 7e paire de protovertèbres était en voie de formation et où la communication avec l'archenteron avait cessé pour la *2e*, *3e*, *4e*, et *5e* paires, nous trouvons encore dans la figure *17*, planche XXI, représentant une coupe transversale au niveau de la première paire, une communication très évidente à droite, et l'indice de cette communication à gauche.

Un fait semblable peut être observé dans la figure 94, de Hatschek (11), qui donne une image très analogue à celle de notre figure *17*, planche XXI.

2o Je n'ai jamais observé la disparition, même apparente, de la cavité, dans la seconde paire, *chronologiquement parlant*, quoique cette cavité soit toujours moins développée que dans la première paire formée.

3o En avant de la première paire, dans l'ordre chronologique, se développe tardivement une nouvelle paire de vésicules, qui seront les premières dans l'*ordre topographique*.

D'après l'exposé de Hatschek (11) ces diverticules ont une destinée différente de celle des suivants, mais il me paraît absolument évident, d'après leur mode de formation, et d'après leur aspect, dans les premiers temps de leur existence, que ces vésicules de la première paire, *topographiquement*, ont la même signification morphologique que celles qui sont situées plus en arrière. La figure *10*, de notre planche XXII et la figure *11* de la planche XXI, nous montrent, comme la figure 106 de Hatschek (11), l'analogie frappante entre le mode de formation de ces vésicules et le développement des suivantes.

Il résulte de toutes ces considérations, que l'*Amphioxus* est un véritable *Enterocœlien*, et que *le mésoblaste d'origine gastrale présente des caractères spéciaux*. Les trois premières paires de vésicules mésoblastiques antérieures se distinguent des suivantes, et cette étude au sujet du caractère enterocœlique de l'*Amphioxus*, nous confirme dans notre opinion, qu'on peut distinguer dans le mésoblaste, une portion antérieure, se formant à la voûte de l'archenteron, dans l'étendue de la gastrula (*mésoblaste gastral*), et une portion postérieure (*mésoblaste pros-*

tomial) évoluant aux dépens de la zone d'accroissement, pendant l'allongement progressif de l'embryon, pour donner successivement naissance à des nouveaux segments se plaçant en arrière des précédemment formés.

III. *Chevauchement des parties homodynames de droite et de gauche.*

Nous arrivons au dernier chapitre de notre étude, traitant de la question de savoir, si le chevauchement que l'on observe, chez l'adulte, entre les parties homodynames de droite et de gauche, est primitif ou secondaire.

Les seules données, que nous trouvions dans les publications antérieures, au sujet de cette question intéressante, sont les suivantes :

Hatschek (11), pages 58 et 59 — écrit : " Auch ein anderer
„ wichtiger Vorgang, lässt sich bei genauerer Beobachtung
„ der Ursegmentgrenzen nachweisen. Schon in den frühen
„ Stadien, mit *acht* Ursegmenten, lässt sich nämlich der Beginn
„ eines Vorganges nachweisen, welcher den Bau des *Amphioxus*
„ tief beeinflusst und uns manche bisher unverständliche
„ Eigenthümlichkeit desselben erklärt. Es ist dies eine assym-
„ metrische Verschiebung der Ursegmente. Dieselbe gelangt
„ in der weiteren Entwicklung zu immer schärferer Ausprä-
„ gung. Wir wollen dieselbe an dem Stadium mit *neun*
„ Ursegmenten wo sie schon ganz deutlich ist, näher ins Auge
„ fassen. . . . . . . Wenn man den Embryo von der seite
„ betrachtet, bemerkt man dass die Ursegmentgrenzen einander
„ nicht decken, sondern dass die der rechten Seite etwas weiter
„ nach hinten zu liegen kommen als die der linken. . . . Wir
„ sehen dann die erste Ursegmentgrenze der rechten Seite
„ nahezu zwischen die erste und zweite der linken Seite
„ fallen, — *die Verschiebung des ersten Ursegmentes ist nicht*
„ *ganz so bedeutend, als die der übrigen,* — dann die zweite
„ zwischen die zweite und dritte . . . u. s. f. — Fig. 54. Am
„ Hinterende, wo die jüngsten Ursegmente liegen, ist die
„ Verschiebung noch nicht so bedeutend, sondern erst in der
„ Entwicklung begriffen, und wird erst zugleich mit der Diffe-

„ renzirung dieser Ursegmente vollendet. *Die ursprünglich* „ *symmetrischen Anlagen erfahren zugleich mit der Diffe-* „ *renzirung stets eine solche Verschiebung* dass das Alterniren „ der Ursegmentgrenzen hergestellt wird. „

Lwoff (34) dit à la page 82, au sujet d'une larve à *huit* paires de protosomites : " Es ist zu bemerken, dass hier die „ Verschiebung der Ursegmente der rechten und linken Seite „ schon begonnen hat. „ — et à la page 83 : " auf der Abbil- „ dung lässt sich auch die Verschiebung der segmente der „ rechten und der linken Seite beobachten, so dass die Mitte „ des Ursegmentes der einen Seite gerade gegenüber dem Ende „ desselben Ursegmentes der anderen Seite sich befindet „.

Ces passages sont les seuls qui, dans la bibliographie, se rapportent à cette question intéressante du chevauchement.

Hatschek (11) exprime clairement qu'à l'origine les ébauches sont symétriques, et que ce n'est que secondairement que l'asymétrie s'indique progressivement ; Lwoff (34) dit que le chevauchement a déjà commencé au stade à *8* paires de protosomites, sans se prononcer sur la question de savoir si le phénomène est primitif ou secondaire.

J'ai étudié minutieusement, à ce point de vue, les quelques stades, pour lesquels j'ai trouvé dans mes matériaux des objets suffisamment bien conservés.

En effet, je dois dire qu'à mon grand regret, un assez grand nombre de larves, fixées pendant mon séjour à Faro, par les liquides de Flemming, de Hermann, de Keinenberg, par le sublimé-acétique et par d'autres mélanges, ne m'ont pas permis d'obtenir des coupes suffisamment bonnes, au point de vue de la conservation histologique ; il est très probable, qu'il s'agissait de pontes anormales, car les œufs, de ces mêmes pontes, fixés à des stades plus avancés, montrent que dans le nombre il y a beaucoup d'irrégularités dans la forme des larves. Il en est résulté, que je n'ai pu obtenir, pour les stades à *3* et à *4* paires de protosomites, des préparations assez démonstratives pour en tirer des conclusions.

Dans des larves, provenant de pontes normales, et présen-

tant uniformément, tant par la forme extérieure que par la conservation histologique, les caractères dénotant qu'il s'agit de matériaux convenables, j'ai trouvé une grande quantité d'exemplaires, à *5, 6, 7, 8* et *9* paires de protosomites. Ces objets m'ont fourni de très belles séries de préparations, et l'étude, d'un grand nombre de séries de coupes microscopiques *frontales*, m'a démontré que ce chevauchement des parties homodynames de droite et de gauche, *doit être considéré comme primitif*; voici quelques observations qui m'ont conduit à cette conclusion :

Les figures *3, 4, 5, 6*, de la planche XXII, nous représentent chacune, une coupe frontale passant à la hauteur des protosomites.

Ces quatre figures se rapportent à quatre stades successifs, car nous voyons, dans la première de ces images, le début de la formation du sixième segment primordial, dans la deuxième, un stade du développement de la septième paire de protosomites, dans la troisième l'ébauche de la huitième paire, et dans la quatrième, huit paires sont constituées tandis que la neuvième est en voie de formation, dans la zone d'accroissement.

Les numérotations de ces huit premières paires sont faites *dans l'ordre chronologique*, de leur apparition ; il est à noter, conformément à ce que nous avons dit précédemment, que, tardivement, se développe, près de l'extrémité antérieure de la larve, une nouvelle paire de diverticules. Cette nouvelle paire antérieure se forme au moment où s'ébauche, en arrière, la neuvième paire, c'est-à-dire dans des larves du stade représenté par la figure *6*, planche XXII.

Dans les stades ultérieurs, la numérotation devrait donc être changée, si comme nous l'avons admis, la paire de diverticules qui se constitue tardivement à l'extrémité antérieure, doit être considérée comme l'équivalent d'un segment primordial. Quoiqu'il en soit, comme nous ne décrirons, pour le moment, que des stades antérieurs à la formation de cette paire tardive de l'extrémité antérieure, nous emploierons les chiffres *1* à *9* comme se rapportant à l'*ordre chronologique*.

Chez la larve représentée, dans la figure *3*, planche XXII, la sixième paire de protosomites est en voie de formation. Les vésicules de la première paire, se correspondent dans le sens transversal. Celles de la seconde paire, se correspondent aussi, seulement, la vésicule droite de la seconde paire s'étend un peu plus en arrière que celle de gauche. Cela revient à dire, que *les dissépiments qui séparent la première paire de la seconde, se correspondent exactement, tandis que ceux qui se trouvent entre la deuxième et la troisième paire se trouvent à un niveau différent, celui de droite étant un peu plus en arrière.* Dans les paires suivantes, *3*e, *4*e, et *5*e, le chevauchement existe, tant pour les segments primordiaux que pour les cloisons intersegmentaires, et dans l'ébauche de la sixième paire, on voit déjà l'alternance entre les parties gauche et droite. *Le côté gauche se montre pour ainsi dire plus avancé que le côté droit,* la gouttière mésoblastique y étant plus profonde que du côté droit.

Des observations analogues peuvent être faites sur les images suivantes. Au stade de la figure *4,* planche XXII, les vésicules des *3*e, *4*e, *5*e et *6*e paires sont nettement alternantes, et dans l'ébauche de la 7e, nous trouvons les mêmes caractères que dans l'ébauche de la 6e, au stade précédent.

Ces faits trouvent encore leur confirmation dans la disposition que nous constatons dans la figure *5,* où la *8*e paire est en voie de formation et nous pouvons en dire autant de la figure *6*, planche XXII, qui se rapporte à un stade ultérieur.

Une différence qui frappe, ici, c'est qu'au niveau de l'ébauche de la 9e paire, la coupe passe dans un plan plus rapproché de la face dorsale. Dans la figure *6*, nous constatons près de l'extrémité postérieure, que le canal neurentérique est coupé, vis-à-vis de l'ancien orifice d'invagination, de sorte qu'en arrière de ce canal, n'existe que la lame épidermique, tandis que sur les coupes précédentes, un peu plus rapprochées de la face ventrale, nous trouvons, au contact et en dedans de l'épiderme, la partie postérieure de la couche interne.

Il semble résulter clairement de ces observations, que le

chevauchement des parties droite et gauche est certainement primitif pour les *6*e, *7*e, *8*e et *9* segments primordiaux, puisque dès le moment de la formation de ces segments, l'ébauche est déjà située plus en avant d'un côté que de l'autre. Et comme au moment de la formation d'un segment *n* les protosomites du segment *n-1* sont déjà à des niveaux différents, nous pouvons par l'examen de la figure *3*, planche XXII, étendre cette conclusion au *5*e segment.

Il est intéressant de constater qu'à ces stades successifs, les protosomites de la première paire se correspondent dans le sens transversal et que ceux de la deuxième paire se correspondent par leur extrémité antérieure, tandis que leur limite postérieure se trouve un peu plus en arrière à droite qu'à gauche. Il semble donc que *la première paire, chronologiquement parlant, fait exception à cette loi du chevauchement primitif*; *la deuxième paire fait également exception, pour autant que sa limite antérieure se trouve au même niveau à droite et à gauche*, tandis que sa limite postérieure se conforme plus ou moins à la loi de l'alternance primitive, puisque le dissépiment qui sépare la *2*e et la *3*e paire est déjà situé un peu plus en arrière à droite qu'à gauche.

Je n'ai pu fournir, pour les raisons que j'ai données ci-dessus, des images convenables de coupes frontales de larves qui se trouveraient aux stades de formation des *4*e et *5*e paires de protosomites ; mais je pense que nous pouvons avec une assez grande certitude, conclure de ces observations, que ces *4*e et *5*e paires, montreraient, conformément à la loi, et dès le début, le chevauchement caractéristique pour les paires suivantes. Je crois donc pouvoir admettre, comme démontré, que *le chevauchement que l'on observe chez l'adulte entre les parties homodynames de droite et de gauche est primitif.*

Un autre fait intéressant, c'est que sur des coupes frontales comme sur des coupes transversales, on peut constater que dans la partie gauche de l'ébauche d'un segment, en voie de formation, la gouttière mésoblastique se montre souvent plus profonde. C'est ce qui résulte de l'étude de coupes frontales

sériées, et c'est ce qu'on peut observer également sur des coupes transversales, passant dans la zone d'accroissement. — figure *10*, planche XXI, et figure *19*, planche XXII. Cela paraît indiquer que, *du côté gauche, le développement de l'embryon est un peu en avance sur le côté droit ;* et ce qui semble démontrer qu'il en est réellement ainsi, c'est que dans une série de coupes frontales, dont l'une est représentée par la figure *1*, planche XXII, la gouttière mésoblastique était plus profonde du côté droit, — contrairement à ce qui existait dans les séries de coupes frontales, dont faisaient partie les coupes qui ont servi pour les figures *3*, *4*, *5*, de la planche XXII. — Seulement, dans cet embryon la *8*e vésicule était plus avancée à gauche qu'à droite, et par conséquent, dans cet embryon comme dans les autres, *le côté gauche était en avance sur le côté droit.*

Cette figure *1*, planche XXII, nous montre, du reste, d'autres particularités, indiquant que le *développement est un peu plus précoce du côté gauche.* L'espace qui existe entre l'épiderme et la série des protosomites est évidemment exagéré artificiellement, par les réactifs fixateurs ; mais on peut cependant voir qu'il y a, entre les côtés gauche et droit, une différence significative : c'est que la *huitième vésicule gauche*, est déjà nettement bombée vers l'extérieur, c'est-à-dire, limitée vis-à-vis de l'ébauche de la neuvième, tandis que, du côté droit, cette sinuosité est marquée seulement jusqu'à la limite entre la 7e et la 8e paire.

A droite et à gauche de la notochorde, on trouve des *fibrilles musculaires*, constituant le début des plaques musculaires ; ces éléments sont visibles, à gauche, jusque dans la 7e vésicule, tandis qu'à droite on ne peut les voir que jusqu'à la *6*e vésicule mésoblastique.

Remarquons la précocité du développement de ces fibrilles. Hatschek (11) dit à la page 65, — " Die Differenzierung der „ Muskeln nimmt nun in diesen Zellen, ungefähr in den „ Stadien mit *zehn* Ursegmenten ihren Anfang „. Nous voyons d'après cette image, que l'on trouve déjà la trace des

plaques musculaires chez des larves à *huit* paires de protosomites. Ces fibrilles s'observent également dans la figure 8, planche XXI, représentant une coupe transversale, faite vers le milieu de la longeur d'une larve à neuf segments primordiaux.

Disons encore un mot au sujet de la formation tardive, d'une paire de diverticules, près de l'extrémité antérieure de la larve.

Nous pouvons voir le développement de ces diverticules, sur des coupes transversales, figure *11*, planche XXI, et figure *10*, planche XXII.

Des coupes frontales nous permettent également, d'observer la formation de ces diverticules. Trois coupes frontales d'une même larve, ont été représentées par les figures *7*, *8*, et *9*, de la planche XXII. La première coupe est plus dorsale, la deuxième et la troisième sont plus rapprochées de la face ventrale. Entre la première et la seconde, il y avait 3 coupes de 5 μ d'épaisseur, entre la seconde et la troisième il n'y avait qu'une seule coupe.

Dans la première, on voit, que la première paire *chronologiquement parlant*, envoie deux prolongements vers l'extrémité antérieure ; dans la seconde on aperçoit, en coupe, trois petites cavités en culs-de-sac ; celle du milieu n'est autre chose que l'extrémité antérieure de la cavité archentérique, les deux autres, latérales, sont les diverticules en question.

Dans la troisième coupe, plus rapprochée de la face ventrale, nous voyons la cavité archentérique se terminer en avant en forme de trèfle à trois feuilles ; c'est une coupe au niveau de la communication des diverticules avec l'archenteron.

D'après l'examen de coupes sériées, frontales et transversales, *ces diverticules paraissent se correspondre dans le sens transversal*, et par conséquent *les cloisons, qui, à un moment donné, séparent ces diverticules, ou les vésicules qui en proviennent, de la première paire de protosomites — chronologiquement parlant — se trouveront également sur un même plan transversal.*

Nous pouvons donc conclure de cette étude, que *le chevauchement des organes homodynames de droite et de gauche, est*

primitif ; *mais il y a une réserve à faire pour les deux premières paires antérieures — topographiquement parlant* —, et la nécessité de faire cette réserve nous fournit encore une nouvelle confirmation de ce fait que *nous pouvons distinguer deux portions distinctes dans le mésoblaste de l'Amphioxus, l'une gastrale, l'autre prostomiale.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Malgré que j'aie cherché à être aussi concis que possible, ce mémoire est encore d'une certaine étendue, et je ne crois pas superflu d'exposer, rapidement, en un chapitre spécial, les conclusions générales de mes nouvelles recherches :

Ovaire et organogenèse de l'ovaire.

— L'ovaire de l'*Amphioxus* est un organe compliqué, qui par son développement, sa constitution et sa situation, présente des caractères très spéciaux ; mais si l'on prend en considération, une disposition réalisée, à un stade reculé du développement, au moment où la cavité de la jeune ébauche, communique encore avec la cavité du somite dont provient l'ébauche, alors, on peut faire des rapprochements, d'une part, avec des dispositions connues chez des *Invertébrés*, et d'autre part, avec l'ébauche uro-génitale des *Vertébrés*.

— Au point de vue de l'interprétation de la valeur morphologique des différentes parties de l'ovaire de l'adulte, il existe des divergences d'opinion, entre les différents auteurs, et il en est résulté une regrettable confusion dans les noms qu'on a donnés aux diverses parties de l'ovaire définitif. Dans un tableau, intercalé dans le texte, — page 243 —, nous avons indiqué les noms que nous proposons de conserver ou d'adopter.

— A la suite des stades *en forme de cupule*, et *en forme de fer à cheval*, ainsi nommés, par comparaison, pour donner une idée de la forme de l'ovaire à deux phases différentes de son développement, nous proposons de faire une nouvelle comparaison, à un stade ultérieur, et d'appeler celui-ci : *stade médusiforme.*

Cette comparaison permet de se rendre facilement compte de la disposition relative des différentes parties de l'ovaire adulte.

— Au point de vue histologique, nous avons signalé la présence d'éléments musculaires dans les enveloppes ovariennes. Les plus remarquables sont ceux qui entrent dans la constitution des *cicatricules*, et ces éléments, concurremment avec ceux qu'on rencontre dans le feuillet viscéral du gonocèle et dans une partie de l'épithélium folliculaire, jouent un rôle au moment du passage des œufs, dans la cavité ovarienne secondaire.

— D'autres éléments musculaires entrent dans la constitution des *cicatrices*, et jouent un rôle, au moment de la formation des deux grands orifices qui permettent le passage des œufs dans la cavité péribranchiale.

— La veine cardinale et au moins une portion des veines ovariennes, sont pourvues d'un *endothélium*.

Ovogenèse.

— Pendant la période d'accroissement, de l'oocyte de premier ordre, le noyau subit de nombreuses transformations, et on retrouve notamment le stade *synapsis*. L'étude de ces transformations nucléaires pourrait se faire chez des *Amphioxus* adultes, à différents moments après la ponte, ou bien chez des larves, à différents états de développement.

— Le stade synapsis se rencontre également dans le testicule de l'*Amphioxus*.

— La membrane de la tache germinative ou du *corps chromatoïde* est formée de grains chromatiques de dimension et de forme variables, à la fin des transformations qu'a subies le noyau de l'ovule pendant une partie de la période d'accroissement. Cette structure se maintient jusqu'au moment où va se constituer le premier fuseau de direction.

— Dans le vitellus de l'oocyte, apparaissent des grains deutoplasmiques, qui s'accumulent, dès le début, d'un même côté du noyau, dans l'étendue d'un croissant qui grandit de plus en plus aux stades successifs. A la fin de la période d'accroissement ces grains deutoplasmiques ne font défaut que dans une étroite

zone périnucléaire, et dans l'étendue d'une mince couche sous-jacente à la membrane de l'oocyte. L'œuf de l'*Amphioxus* réalise le type des œufs *telolecithes*.

— A la périphérie du vitellus se forment des grains de nature différente, qui jouent plus tard un rôle dans la formation de la membrane périvitelline.

Maturation de l'œuf.

Ponte.

Copulation des produits sexuels.

— L'expulsion du *premier globule polaire*, se fait pendant le séjour des œufs dans la cavité ovarienne secondaire. Au stade métaphase, on trouve, dans la plaque équatoriale, douze éléments chromatiques qui sont autant de *groupes quaternes*. Il me paraît probable que ces groupes se constituent aux dépens des grains chromophiles de la membrane du corps chromatoïde.

— Je n'ai pu mettre en évidence, aux pôles du premier fuseau de direction, des *corpuscules centraux*.

— On trouve parfois une grande analogie de constitution entre le premier globule polaire et l'oocyte de second ordre. De plus, j'ai constaté, une fois, la présence d'un premier *globule polaire géant*, pour lequel cette analogie était encore plus frappante.

— Le premier globule polaire peut se diviser, chez l'*Amphioxus*, et un fait intéressant, c'est que le noyau ne se reconstitue jamais tant que le premier globule polaire ne se divise pas ; tandis que le noyau peut se reconstituer dans les produits de division, lorsque celle-ci se produit. Cela paraît une preuve en faveur de l'idée de l'équivalence morphologique entre le premier globule polaire et l'oocyte de second ordre d'une part, entre les produits de division du premier globule, le second globule, et l'ootide, d'autre part.

— Dans le second fuseau de direction, les éléments chromatiques sont au nombre de douze, dans la plaque équatoriale, ils ont la forme de biscuits ou de haltères, et paraissent correspondre chacun à la moitié d'un des groupes quaternes du premier fuseau de direction.

— La ponte se produit pendant la période chaude de l'année; mais elle n'a pas lieu tous les jours ; elle se produit à des intervalles irréguliers et l'on ne peut dire qu'elle aura lieu ou n'aura pas lieu, un jour déterminé, parce que le temps est bon ou mauvais. Quand on veut se procurer du matériel, le mieux est de tenter la chance chaque jour.

— *La copulation des produits sexuels* se fait, normalement, aussitôt que les œufs sont sortis par le pore abdominal. Exceptionnellement cette copulation des produits sexuels peut se produire dans la cavité péribranchiale, et même dans la cavité ovarienne secondaire.

— Le *spermatozoïde pénètre,* en un point plus ou moins rapproché du pôle végétatif de l'œuf ; c'est en ce point, que les membranes ovulaires se décollent en dernier lieu du vitellus.

— Il se développe autour de l'œuf une première membrane qui se montre déjà à l'ovaire, et n'est autre chose que la membrane vitelline. La seconde se forme aux dépens de la couche périphérique du vitellus, c'est la membrane périvitelline.

— Le premier globule polaire siège en dehors de la membrane vitelline, parce qu'il se forme d'une façon très précoce, soulève la membrane de l'œuf et se constitue une membrane propre aux dépens de cette portion soulevée de la membrane ovulaire ; si le premier globule se formait plus tardivement, il se trouverait logé en dedans de la membrane vitelline.

— Le second globule polaire, une fois formé, se trouve en dedans de la membrane périvitelline ; il est accollé à la surface du vitellus, et il proémine dans l'espace périvitellin.

— Je n'ai pas trouvé de vrais corpuscules centraux, aux pôles du second fuseau de direction, pendant la formation du second globule polaire.

— Dans le *second globule polaire,* j'ai observé la reconstitution du noyau ; ce globule renferme parfois une certaine quantité de grains deutoplasmiques, et comme ces grains prennent quelquefois une position excentrique, le second globule polaire prend vraiment l'aspect d'un ootide en miniature.

— Il y a lieu de croire que le *quadrille des centres* ne se pro-

duit pas dans l'œuf d'*Amphioxus*, — que le *fusionnement des pronuclei* ne se produit pas toujours et n'est donc pas essentiel, — et que les deux corpuscules centraux, de la première figure dicentrique de segmentation, proviennent de la division d'un corpuscule amené par la spermie.

Symétrie de l'œuf.

— L'œuf fécondé possède une *symétrie nettement bilatérale*, et cette bilatéralité de l'œuf paraît déjà exister à des stades antérieurs, à partir du moment où va se constituer, au voisinage du pôle animal, le premier fuseau de direction.

Orientation.

— Dans l'étude du développement de l'*Amphioxus*, l'orientation convenable des objets, est de la plus haute importance. J'ai exposé une méthode facile et sûre, qui permet d'arriver à d'excellents résultats, à partir du moment où l'on voit extérieurement les étranglements des deux premiers blastomères, au stade du passage de *2 à 4*.

Segmentation.

— Le premier plan de segmentation correspond, normalement, au plan médian de l'œuf.

— Les deux premiers blastomères sont égaux, et représentent l'un la moitié droite, l'autre la moitié gauche de la blastula.

— Le second plan, perpendiculaire au premier, est également méridien. Chacun des deux premiers blastomères se divise en deux parties inégales, de sorte qu'au stade *4*, il y aura deux blastomères plus petits et deux autres plus grands.

— Ce mode de segmentation est une conséquence de la structure bilatérale de l'œuf d'*Amphioxus*, et d'après l'orientation, que nous avons donnée à l'œuf, en rapport avec l'orientation à donner ultérieurement à la gastrula et à la larve, les deux blastomères plus petits du stade *4*, sont *antéro-dorsaux*, les deux plus grands *postéro-ventraux*.

— Pendant tous les stades ultérieurs de la segmentation, les cellules de la *moitié antéro-dorsale*, seront toujours, d'une façon générale, plus petites que celles de la *moitié postéro-ventrale.*

— D'un autre côté, les blastomères sont beaucoup plus grands au *pôle végétatif* qu'au *pôle animal*, et il en résulte que la *symétrie bilatérale persiste dans la blastula.*

Cavité de segmentation.

— Les orifices, qui ont été signalés aux deux pôles, pendant les premiers stades de segmentation, n'ont aucune valeur morphologique ; ils ont la même signification que beaucoup d'autres petits orifices qui se montrent d'une façon passagère, entre les blastomères, en n'importe quel point de la surface de l'œuf segmenté, notamment aux moments, où les blastomères sont étranglés, pendant les passages d'un stade de segmentation à un autre.

Segmentation typique et atypique.

— Je crois avoir observé quelques cas de segmentation atypique ; mais comme j'ai trouvé ces œufs dans des matériaux conservés, je n'ai pas eu l'occasion de suivre le développement ultérieur de semblables œufs.

Gastrulation.

— Malgré sa petitesse, l'œuf de l'*Amphioxus*, est relativement très riche en deutoplasme, et il répond parfaitement au type des œufs *telolecithes* de Balfour.

— A la fin de la segmentation, la blastula présente une symétrie bilatérale, et l'invagination gastruléenne ne se produit pas typiquement.

— On observe, pendant la gastrulation, un véritable *phénomène d'épibolie, peu accusé,* — parce que nous avons, en même temps, une véritable invagination lente et progressive. — *mais réel.*

— L'*invagination de l'hémisphère végétatif* ne se produit pas uniformément autour de l'axe principal ; elle débute sous forme d'une encoche, excentriquement placée du côte antéro-dorsal, au voisinage de l'équateur de la blastula.

— La *cavité de segmentation disparaît* en premier lieu, au niveau de la lèvre antéro-dorsale de l'orifice d'invagination, et en dernier lieu, au niveau de la lèvre postéro-ventrale.

— L'*épibolie* s'accompagne d'une *inflexion ectoblastique,* et les deux phénomènes marchent de pair; ils débutent au niveau de la lèvre antéro-dorsale, s'étendent de proche en proche sur les bords latéraux et gagnent finalement le bord postéro-ventral de l'orifice d'invagination.

— Pendant que l'épibolie et l'inflexion gagnent le bord postéro-ventral, la lèvre antéro-dorsale progresse d'avant en arrière, les lèvres latérales participent à ce mouvement de recul, dans des portions de plus en plus rapprochées de la lèvre postéro-ventrale, et en même temps les lèvres latérales se relèvent vers la face dorsale.

— Pendant ce temps se constitue une voûte dorsale au-dessus de la cavité archentérique. Cette voûte se forme par *concrescence* des lèvres de l'orifice d'invagination et comme ces lèvres sont, à la suite de l'inflexion ectoblastique, constituées par deux feuillets accolés, de cellules ectoblastiques, il en résulte que *la voûte de l'archenteron sera formée aux dépens de l'ectoblaste.*

— Après que les phénomènes d'épibolie et d'inflexion ectoblastique auront gagné le bord postéro-ventral, l'ectoblaste constituera également, au pourtour de l'orifice d'invagination réduit, une étroite zone de la couche interne de l'embryon.

— La gastrulation de l'Amphioxus est donc un phénomène complexe, dans lequel il y a lieu de distinguer trois processus évolutifs, d'ordre différent, s'accomplissant en même temps :

1° l'invagination amenant la disparition progressive de la cavité de segmentation ;

2° L'épibolie s'accompagnant de l'inflexion d'une partie ectoblastique ;

3° la constitution de la paroi dorsale de l'embryon, au-dessus de la cavité archentérique.

Fermeture du Blastopore.

— A aucun moment du développement, l'orifice d'invagination, considéré dans son ensemble, ne présente une constitution uniforme dans tous les points de sa périphérie.

— L'orifice d'invagination *change de place*, parce qu'il est porté progressivement d'avant en arrière, par la progression des lèvres antérieure et latérales et par la régression de la lèvre postérieure ; l'orifice *change de dimension*, d'abord en augmentant de diamètre par extension de l'invagination, ensuite en se rétrécissant par suite du phénomène de concrescence et du relèvement des lèvres latérales et postérieure.

— L'orientation de l'orifice, par rapport à l'ensemble de l'embryon, varie également aux différents stades de la gastrulation.

— L'*orifice d'invagination ne peut, à aucun moment du développement, être identifié avec le blastopore*, si l'on veut employer ce mot dans le sens d'un orifice dont le bord aurait une constitution uniforme et dont le bord marquerait la limite entre les deux feuillets primordiaux, ectoderme et endoderme. Cet orifice d'invagination a une toute autre signification morphologique. Il se ferme d'avant en arrière par concrescence, et *il doit être considéré comme l'homologue du sillon primitif*, celui-ci étant supposé s'étendre dans toute la longueur de la face dorsale de l'embryon.

Genèse de la Notochorde.

— La corde dorsale est d'*origine ectoblastique*.

— Son ébauche est constituée, à la fin de l'invagination gastruléenne, par une plaque notochordale, siégeant à la voûte de la cavité archentérique. Cette plaque se continue en arrière dans une zone ectoblastique, qui constitue une partie de la couche interne de l'embryon, sur tout le pourtour de l'orifice d'invagination.

— L'accroissement d'avant en arrière se fait par concrescence des parties latérales, dans la zone d'accroissement.

— L'extrémité antérieure de la notochorde semble se former par prolifération ou accroissement intercalaire de la partie antérieure de l'ébauche ectoblastique primitive.

Genèse du Nevraxe.

— Au moment où l'invagination gastruléenne est achevée, l'ébauche ectoblastique du nevraxe est formée par une plaque dorsale médiane, qui se continue en arrière dans une zone étroite, siégeant dans la couche externe de l'embryon, sur le pourtour de l'orifice d'invagination.

— La plaque médullaire médiane s'allonge par concrescence des parties latérales, dans la zone d'accroissement.

— Le chevauchement de l'épiderme, au dessus de l'ébauche du nevraxe, est un phénomène auquel on peut reconnaître une cause déterminante analogue à celle qui détermine l'épibolie, mais ces deux phénomènes ne peuvent être confondus au point de vue morphologique.

— Le fait que cette lame épidermique se complète d'abord en avant du reste de l'orifice d'invagination, et cet autre fait, que le tube médullaire se ferme, ultérieurement, d'abord dans cette même région, montrent une certaine analogie entre le développement du nevraxe, chez l'*Amphioxus* d'une part, et chez les *Vertébrés* d'autre part.

Genèse du Mésoblaste.

— L'*ébauche du mésoblaste*, existe sur tout le pourtour de l'ébauche notochordale.

— Cette ébauche du mésoblaste, au moment de l'achèvement des phénomènes de gastrulation, présente, avec l'orifice d'invagination, des rapports tels, qu'on doit distinguer chez l'*Amphioxus, malgré l'absence des cellules polaires de* Hatschek, un *mésoblaste gastral* et un *mésoblaste prostomial.*

— L'orifice d'invagination, considéré dans toute son étendue,

dans son ensemble, *depuis le moment de l'apparition de son bord antérieur primitif,* — (au moment de l'apparition de la première encoche d'invagination) —, *jusqu'au niveau de son bord postéro-ventral,* — (au moment où la cavité de segmentation est disparue complètement, c'est-à-dire au moment où l'invagination gastruléenne peut être considérée comme achevée) —, correspond, d'une part, à cette partie, de la face dorsale de l'embryon des Vertébrés supérieurs, dans la région de laquelle n'apparaît plus de sillon primitif et dans l'étendue de laquelle s'étend le mésoblaste archentérique, et, d'autre part, à cette partie du sillon primitif, aux dépens des lèvres latérales de laquelle se développe ultérieurement, d'avant en arrière, presque toute la partie segmentée de l'embryon.

Enterocœlie.

— L'*Amphioxus* est un véritable enterocœlien ; des portions de la cavité archentérique, persistent, réelles ou virtuelles, dans les protosomites, et deviennent la cavité cœlomique de l'*Amphioxus.*

— Les vésicules qui proviennent du mésoblaste gastral présentent des caractères spéciaux, en ce qui concerne l'enterocœlie.

Chevauchement des parties droites et gauches.

— Le chevauchement que l'on observe, chez l'adulte, entre les parties homodynames de droite et de gauche, *est primitif.*

— Il y a une réserve à faire, au sujet des vésicules qui se développent à la voûte de la cavité archentérique, dans l'étendue de la gastrula ; la nécessité de faire cette réserve, est une nouvelle confirmation de ce fait que nous pouvons distinguer *une portion gastrale et une portion prostomiale* dans le mésoblaste de l'*Amphioxus.*

— Au moment de la formation d'une nouvelle paire de protosomites, le côté gauche est en avance sur le côté droit.

BIBLIOGRAPHIE

Les ouvrages cités sont rangés, dans cette liste, *chronologiquement, par année.*

Lorsque plusieurs ouvrages ont paru la même année, ils sont classés *alphabétiquement, par nom d'auteur.*

Pour faciliter la recherche, je ferai suivre cette liste de l'énumération des auteurs cités; l'énumération est faite par *ordre alphabétique, et les chiffres placés à la suite des noms, renvoient aux numéros de la liste chronologique.*

1841

1. RATHKE, H. — Bemerkungen ueber den Bau des *Amphioxus lanceolatus.* Königsberg, 1841.

1842

2. MÜLLER, JOH. — Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum. Abh. d. kgl. Akad. d. Wiss.* Berlin, 1842.

1845

3. DE QUATREFAGES, A. — Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du *Branchiostome ou Amphioxus. Annales des Sciences naturelles.* 3e série. Zoologie. Vol. 4. 1845.

1867

4. KOWALEVSKY, A. — Entwickelungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus. Mémoires de l'Acad. Impér. des Sciences de St-Pétersbourg.* VIIe série. Tome XI, n° 4, p. 1, 1867.

1873

5. STIEDA, L. — Studien ueber den *Amphioxus lanceolatus. Mémoires de l'Acad. Imp. des sciences de St-Pétersbourg.* VIIe série. T. XIX, n° 7, 1873.

1875

6. MÜLLER, W. — Ueber das Urogenitalsystem des *Amphioxus* und der *Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* Band IX, p. 94. 1875.

6 *bis*. Van Beneden, Ed. — La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères. *Bulletin de l'Académie Royale de Belgique*. T. XL, n° 12, 1875.

1876

7. Langerhans, P. — Zur anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. *Archiv für mikr. Anatomie*. Band XII, p. 290. Bonn 1876.
8. Rolph, W. — Untersuchungen ueber den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. *Morpholog. Jahrb*. Band. II, p. 87, 1876.

1877

9. Kowalevsky, A. — Weitere Studien ueber die Entwickelungs geschichte des *Amphioxus lanceolatus*, nebst einem Beitrage zur Homologie . . . . *Archiv für mikr. Anat.* Baud XIII, p. 181, 1877.

1879

10. Schneider, A. — Grundzüge einer Myologie der Wirbelthiere. Beiträge zur Vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin, 1879.

1881

11. Hatschek, B. — Studien ueber Entwicklung des *Amphioxus*. *Arbeiten d. Zoolog. Instituts zu Wien*, Band IV. H. 1, p. 1. 1881.

1883

12. Van Beneden, Ed. — Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. — Ascaris megalocephala. *Archives de Biologie*. Vol. IV, p. 265, 1883.

1884

13. Bateson, W. — The early stages in the development of Balanoglossus. *Quart. Journ. of. micr. Science*. Vol. 24, p. 207.
14. Van Beneden, Ed. et Julin, Ch. — La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve. *Archives de Biologie*. Vol. V, p. 111, 1884.

1888

15. Hatschek, B. — Ueber den Schichtenbau von Amphioxus *Anatomischer Anzeiger*. Band III, n°s 23-25, p. 662, 1888.
16. Rückert, J. — Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei *Selachiern*. *Archiv für Anat. und Physiologie*, Anat. Abth. 1888.

17. VAN BENEDEN, Ed. — Blätterbildung, Chordakanal und Gastrulation bei *Säugeticren. Anatomischer Anzeigcr* Band III, n[os] 23-25, p. 709, 1888.

1889

18. RABL, C. — Théorie des Mesoderms. *Morphol. Jahrb.* Band XV, p. 113, 1889.
19. VAN WYHE, J. W. — Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. *Archiv für mikr. Anat.* B[d] XXXIII, p. 461.

1890

20. LANKESTER, E. RAY et WILLEY, A. — The development of the Atrial Chamber of *Amphioxus. Quart. Journ. of micr. Science.* Vol. XXXI. New Series, p. 445, 1890.

1891

21. DRIESCH, H. — Entwickelungsmechanische Studien, I. *Zeitschr. für Wiss, Zool.* B[d] 53, p. 160, 1891.
22. FOL, H. — Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. *Archives des Sciences phys. et naturelles.* Genève, 3[e] période. Vol. XXV. 1891.
23. WILLEY, A. — The later larval development of Amphioxus. *Quart. Journ. of micr. Sc.* Vol. 32, p. 183.

1892

24. BOVERI, TH. — Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus. *Anatomischer Anzeiger.* Band VII, n° 6. p, 170. Jena 1892.
24*bis*. — Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. *Zoolog. Jahrb.* Abth. Anat. und Ontog. Band V., p. 429. Jena 1892.
25. HERTWIG, O. — Urmund und Spina bifida. *Archiv für mikr. Anatomie.* Band, 39, p. 353, 1892.
26. LWOFF, B. — Ueber einige wichtige Punkte in der Entwicklung des Amphioxus. *Biologisches Centralblatt*, B[d] 12, p. 729.
27. VAN DER STRICHT, O. — Contribution à l'étude de la sphère attractive. *Archives de Biologie.* Vol. XII, p. 741.
28. WOODWARD, M. F. — Description of an abnormal Earthworm possessing seven pairs of ovaries. *Proc. Zool. Science*, 1892, p. 184.

1893

29. HERTWIG, O. — Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Triton-ei. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd 42, p. 662, 1893.
30. ROUX, W. — Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. *Anatomische Hefte* — MERKEL und BONNET — 1893.
31. WILSON, E. B. Amphioxus and the mosaic Theory of development. *Journal of morphology.* Vol. VIII. n° 3, p. 579, 1893.
32. WOODWARD, M. F. Further observations on variations in the genitalia of British Earthworms. *Proc. Zool. Sc.*, p. 319. 1893.

1894

33. EISMOND, J. — Zur Ontogenie des Amphioxus lanceolatus. *Biologisches Centralblatt.* Bd 14, p. 353, 1894.
34. LWOFF, B. — Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. *Bull. de la Soc. impér. des naturalistes de Moscou* I et II. Tome 8, p.p. 57 et 160, 1894.
35. MORGAN et TSUDA. — The Orientation of the Frog's egg. *Quart. Journ. of. micr. Sc.* Vol. 35, 1894.
36. WILLEY, A. — Amphioxus and the Ancestry of the Vertebrates. New-York and London, 1894.

1895

37. BEDDARD, F. E. — A Monograph of the order of Oligochœta. Oxford, 1895.
38. MOORE J. E. S. — On the structural changes in the reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. *Quart. Journ. of. micr. Sc.* Vol. 38, 1895.
39. SOBOTTA, J. — Die Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. *Anatom. Anzeiger.* Bd 11. n° 5, p. 129, 1895.
40. VAN DER STRICHT, O. — La maturation et la fécondation de l'œuf d'Amphioxus lanceolatus. *Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique.* 3e série. Vol. 30, n° 11. 1895.

1896

41. CRAMPTON, H. E. — Experimental Studies on Gasteropod developpment. *Archiv für Entwick-Mechanik.* Band III, 1896.
42. LEGROS, R. — Sur la morphologie des glandes sexuelles de l'Amphioxus lanceolatus. *Compte-Rendu du troisième Congrès international de Zoologie. Leyde. 16-21 sept. 1895.* Leyde, p. 487, 1896.

43. VAN DER STRICHT. O. — Idem, (voir n° 40). *Archives de Biologie.* Tome XIV, 1896.

1897

44. PERRIER, E. — Traité de Zoologie. Paris, 1897, p. 1601.
45. SOBOTTA, J. — Die Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. *Archiv für mikr. Anatomie.* Band, 50, p. 15. 1897.
46. — Beobachtungen ueber den Gastrulationsvorgang beim Amphioxus. *Verh. Phys. med. ges. Würzburg.* N. F. Bd XXXI.

1898

47. GARBOVSKY, T. — Amphioxus als Grundlage der Mesodermtheorie. *Anatom. Anzeiger.* Bd XIV, n° 19, p. 473.
48. KLAATSCH, H. — Bemerkungen ueber die Gastrula des Amphioxus. *Morphol. Jahrbuch.* Bd 25, p. 224.
49. MAC BRIDE, E. W. — The early development of Amphioxus. *Quart. Journ. of micr. Science.* New series, vol. 40. n° 160, p. 589.
50. MASTERMAN, A. T. — On the theory of archimeric segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the cœlomata. *Proc. Roy. Soc. Edimb.* Vol. 22, 1898.
51. LEE-MAYER. — Mikroskopische Technik. Berlin, 1898. — FRIEDLANDER u SOHN —.
52. MONTGOMERY, T. H. — The Spermatogenesis of Pentatoma, up to the formation of the spermatid. *Zoolog. Jahrb.* Band 12, 1898.
53. SAMASSA, P. — Studien ueber den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation, und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. IV. Amphioxus. *Archiv. für Entwickelungsmechanik.* Band 7, Heft 1. p. 1. 1898.

1899

53*bis*. KLAATSCH, H. — Referat ueber : « The early Development of Amphioxus ». *Zoolog. Centralblatt.* VI, nos 4-5, 1899.

1900

54. BURCHARDT, E. Beiträge zur Kenntnis des Amphioxus lanceolatus, nebst einem ausfürlichen Verzeichnis der bisher ueber Amphioxus veröffentlichten Arbeiten. *Jenaische Zeitschrift fur naturwissenschaft.* Band 34, H. 4, p. 719. Jena 1900.

55. Kopsch, Fr. — Ueber das Verhältnis der Embryonalen Axen zu denn drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. *Internat. Monatsehr. f. Anat. und Phys.* Band 17, 1900.

56. Mac Bride, E. W. — Further remarks on the development of Amphioxus. *Quart. Journ. of Micr. Se.* Vol. 43, p. 351.

57. Morgan, T. H. and Hazen, A. P. — The gastrulation of Amphioxus. *Journal of morphology.* Vol XVI.p. 569, 1900.

58. Schulze, O. — Ueber das erste Auftreten der bilatelaren Symmetrie im Verlauf der Entwickelung. *Archiv für mikr. Anatomie.* Band 55, p. 171, 1900.

59. von Winiwarter, H. — Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères. *Archives de Biologie.* Vol. 17, p. 33, 1900.

1901

60. Boveri, Th. — Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. *Zoolog. Jahrbüeher.* Band XIV, 1901.

61. de Sinety, R. — Cinèses spermatocytiques et chromosome spécial chez les Orthoptères. *C. R. hebd. des séanees de l'Acad. des Seienees.* Volume 123, 1901.

62. Janssens, F. A. — La spermatogenèse chez les Tritons. *La cellule.* Tome XIX, fasc. 1, p. 7, 1901.

63. Lillie, F. R. — The organization of the egg of Unio, based on a study of its maturation fertilization and cleavage. *Journal of Morphology.* Volume XVII, p. 227, 1901.

64. Montgomery, T. H. — A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. *Transact. Amér. Phil. Soc.* Volume 20, 1901.

1902

65. Beard, J. — The germ cells in Raja batis. *Zoolog. Jahrbücher. Abth. Anatomie.* Band 16, 1902

66. Giardina, A. — Sui primi Stadii dell' oogenesi, e principalmente sulle fasi di Sinapsi. *Anatomischer Anzeiger.* Band 21, p. 293.

67. Legros, R. — Contribution à l'étude de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus. *Mittheilungen aus der Zool. Stat. zu Neapel.* Band 15, H. 4, p. 487, 1902.

68. Moskovsky, M. — Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung der bilatelaren Symmetrie des Froscheies. *Archiv für mikr. Anatomie.* Band 60, p. 17, 1902.

69. Schoenfeld, H. — La spermatogenèse chez le Taureau et chez les Mammifères en général. *Archives de Biologie.* Tome XVIII, p. 1, 1902.

70. SUTTON, W. S. — On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna. *Biological Bulletin.* Volume 4, 1902.
71. WOODS, F. A. — Origin and migration of the germ cells in Acanthias. *American Journal of Anatomy.* Vol. 1, 1902.
72. ZIEGLER, E. — Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbelthiere. Jena. FISCHER, 1902.

1903

73. BRACHET, A. — Recherches sur l'ontogenèse des Amphibiens urodèles et anoures. *Archives de Biologie.* Vol. XIX, p. 1, 1903.
74. DRIESCH, H. — Ueber Aenderungen der Regulations-fähigkeiten im Verlauf der Entwicklung bei Ascidien. *Archiv für Entwickelungsmechanik.* Band 17. H. 1, p. 54, 1903.
75. FISCHEL A. — Entwickelung und Organdifferenzirung. *Archiv für Entwickelungsmechanik.* Band XV, 1903.
76. MORGAN, T. H. and ALICE BORING. — The relation of the first plane of cleavage and the grey crescent, to the median plane of the embryo of the Frog. *Archiv für Entwickelungsmechanik.* Band XVI, 1903.
77. NEIDERT, L. und LEIBER, A. — Ueber Bau und Entwickelung der Weiblichen Geschlechtsorgane des Amphioxus lanceolatus. *Zoolog. Jahrbücher. Abth. Anat. u. Ontog.* Band XVIII. H. 2. p. 187. 1903.
78. ROUX, W. — Ueber die Ursachen der Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo im Froschei. *Anatomischer Anzeiger.* Band 23, pages 65-113-161, 1903.

1904

79. BERGHS, J. — La formation des chromosomes heterotypiques dans la sporogenèse végétale. *La cellule.* Tome XXI, fasc. 1; 1904.
80. BRACHET, A. — Recherches expérimentales sur l'œuf de Rana fusca. *Archives de Biologie.* Vol. XXI, p. 103, 1904.
81. GRÉGOIRE, V. — La réduction numérique des chromosomes, et les cinèses de maturation. *La celtute.* Tome XXI, fasc. 2, 1904.
82. MARÉCHAL, J. — Ueber die Morphologische Entwickelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. *Anatomischer Anzeiger.* Tome XXV. p. 383.
83. SCHREINER, K. E. — Die Reifungstheilungen bei der Wirbelthieren. *Anatomischer Anzeiger.* Band XXIV, p. 561.
84. WILSON, E. B. — Experimental studies on germinal localization.

I. The Germ-regions in the egg of Dentalium. *Journal of experimental Zoology*. Volume I. n° 1, mai 1904.

II. Experiments of the cleavage-mosaic in Patella and Dentalium. *Ibid.* Volume I, n° 2, Baltimore 1904.

85. ZARNIK, B. — Ueber die Geschlechtsorgane von Amphioxus. *Zoolog. Jahrb. Abth. Anat. und Ontog.* Band XXI. H. 2, p. 253, 1904.

86. — Ueber segmentale Venen bei Amphioxus, und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri. *Anatomischer Anzeiger.* Band 24, p. 609.

1905

87. BONNEVIE, KR. — Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni.

I. *Anatomischer Anzeiger*. Band XXVI, n° 13-14, p. 374.

II. *Ibid.* n° 19, p. 497.

88. CONKLIN, E. G. — The organization and Cell-lineage of the Ascidian Egg. *Journal of the Acad. of nat. Sc. Philadelphia.* Second series, vol. XIII, part 1, 1905.

88 *bis*. GOLDSCHMIDT, R. — *Amphioxides*, Vertreter einer neuen Acranier-Familie. (Vorläüfige Mittheilung). *Biologisches Centralblatt.* XXV, n° 7, avril 1905.

88 *ter*. MARÉCHAL, J. — Ueber Morphologische Entwickelung der Chromosomen im Téleostierei. (Mit einem Zusatz ueber das Ovarialei von *Amphioxus* lanceolatus und *Ciona intestinalis*). *Anatomischer Anzeiger.* XXVI, n° 24, 30 mai 1905.

89. SCHREINER, A. und K. E. — Ueber die Entwickelung der Männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* (Linn.) *Archives de Biologie.* Vol. XXI, fasc. 2, 1905

ÉNUMÉRATION ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS CITÉS.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE XII.

Figure 1. — Partie d'une coupe transversale d'*Amphioxus* adulte, vers le milieu de la région sexuelle. — Demi schématique. — Cette image est spécialement destinée à montrer la constitution de l'ovaire.

a. Partie externe de l'épithélium folliculaire.
b. Feuillet viscéral du gonocèle.
c. Feuillet pariétal du gonocèle.
d. Epithélium péribranchial.
e. Oocyte de premier ordre avec son follicule.
f et *f'*. Cicatrices.
g et *g'*. Cavité ovarienne secondaire.
h. Epiderme.
i. Derme.
k. Feuillet cutané.
l. Muscle.
m. Feuillet aponévrotique.
n. Feuillet scléral.
o. Muscle ventral.
p. Cavité métapleurale.
q, *r*, *s*. Paroi du cæcum hépatique. — Epithélium hypoblastique — cœlome — épithélium péribranchial. — La paroi propre du cœlome n'est pas représentée.
t. Corbeille branchiale.
u. Cavité péribranchiale.
v. Veine cardinale.

Figure 1 *a*. — Coupe intéressant un oocyte, au voisinage immédiat de son pôle animal. Dans l'épaisseur de la coupe, se trouvent huit éléments, probablement de nature musculaire, radiairement dirigés et faisant partie d'une *cicatricule*.

Figure 1 *b*. — Coupe intéressant un oocyte, au voisinage du pôle animal. Coupe sensiblement perpendiculaire au feuillet viscéral du gonocèle. On aperçoit, en × et ×, deux noyaux de ce feuillet. Près du pôle de l'ovule on trouve des éléments de la *cicatricule*.

FIGURE 2 *a*. — Coupe transversale montrant des éléments musculaires dans le feuillet viscéral du gonocèle et dans la partie externe de l'épithélium folliculaire.

FIGURE 2 *b*. — Coupe analogue, intéressant, en outre, le feuillet pariétal du gonocèle ; ce feuillet renferme également des éléments musculaires.

FIGURE 3. — Coupe tangentielle, montrant l'entrecroisement des deux systèmes d'éléments musculaires de la FIGURE 2 *a*.

FIGURE 4. — Jeune oocyte encore dépourvu de grains deutoplasmiques et entouré de cellules folliculeuses très aplaties.

FIGURE 5. — Jeune oocyte dans lequel la vésicule germinative occupe déjà une position nettement excentrique : les grains deutoplasmiques s'accumulent d'un côté du noyau, dans l'étendue d'un croissant.

FIGURE 6. — Oocyte arrivé à la fin de la période d'accroissement. Les vacuoles qui commençaient à se montrer dans la figure précédente, forment maintenant une couche continue à la périphérie du vitellus. La couche périnucléaire est nettement indiquée.

FIGURE 7. — Partie, avoisinant le pôle animal, d'un oocyte de premier ordre complètement développé, montrant encore mieux la couche périphérique vacuoleuse et la couche protoplasmique périnucléaire.

FIGURE 8. — Structure de la membrane du corps chromatoïde.

FIGURE 9. — Ovule arrivé au stade d'ootide, trouvé dans la cavité ovarienne secondaire, ayant été, exceptionnellement, fécondé dans cette cavité. On y trouve les deux globules polaires, les membranes vitelline et périvitelline, et le reste du spermatozoïde.

FIGURE 10. — Mitose d'oogonie, trouvée dans l'ovaire adulte, fixé après la ponte.

FIGURE 11. — *a* et *b*, jeunes oocytes d'ovaire adulte, fixé peu de temps après la ponte. En *b*, le corps chromatoïde est déjà très net.

FIGURE 12. — Divers noyaux provenant les uns de l'ovaire adulte fixé après la ponte, les autres d'ovaires de larves. Ces images montrent que pendant la période d'accroissement, le noyau de l'oocyte subit des transformations analogues à celles qui ont été décrites dans une série de Vertébrés, d'Invertébrés et même de Plantes.

12, *13*, *14*, *15*. Stades voisins du *Synapsis*.

16. Noyau *diplotène*.

5. Plaque équatoriale à 24 chromosomes, au moment de la multiplication des oogonies.

PLANCHE XIII.

FIGURE 1 *a*. — Partie, avoisinant le pôle animal, d'un ovule rencontré dans la cavité péribranchiale. Le premier globule polaire, incomplètement isolé, s'entoure d'une portion de la membrane vitelline.

FIGURE 1 *b*. — Partie, avoisinant le pôle végétatif, du même ovule. On aperçoit, dans le vitellus, le reste du spermatozoïde. Dans la couche périphérique du vitellus, les globules se fusionnent en vue de la formation de la membrane péri-vitelline.

FIGURE 2. — Le premier globule polaire s'est divisé, et le noyau s'est reconstitué dans l'un des produits de division.

FIGURES 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9. — Stades successifs de l'expulsion du second globule polaire.

Ces figures sont destinées également à montrer la formation des membranes vitelline et péri-vitelline.

Dans la FIGURE 7, le fuseau est, exceptionnellement, obliquement placé.

Dans la FIGURE 8, la plaque intermédiaire est très apparente.

Dans la FIGURE 9, le corps intermédiaire est particulièrement net.

FIGURE 10. — Un premier globule polaire, *géant* ; ce globule s'entoure d'une portion de la membrane vitelline, et il renferme comme l'oocyte de second ordre les deux espèces de boules, les unes noires, les autres claires.

FIGURE 11. — Un premier globule polaire montrant un groupe d'éléments chromatiques — noyau non reconstitué.

FIGURE 12. — Un second globule polaire montrant l'analogie de constitution avec l'ootide; les globules vitellins y sont accumulés d'un côté du noyau reconstitué.

FIGURE 13. — Premier fuseau de direction, au stade de la *métaphase*. — Groupes quaternes. — L'orientation est en rapport avec celle donnée plus tard aux stades de segmentation ou de gastrulation. La place occupée par le reste de la vésicule germinative semble indiquer, déjà à ce moment, une symétrie bilatérale de l'œuf.

FIGURE 14. — Expulsion du premier globule polaire ; stade *diaster*. Les corps chromatiques ont la forme de biscuits et paraissent représenter chacun la moitié d'un groupe quaterne de la figure précédente.

FIGURE 15. — Expulsion du second globule polaire. Stade diaster.

FIGURE 16. — Coupe médiane d'un œuf mûr, fécondé.

Les deux petites croix, +, +, indiquent les pôles animal et végétatif de l'œuf.

A. D. Côté antéro-dorsal.

P. V. Côté Postéro-ventral.

Le reste du spermatozoïde se trouve du côté du pôle végétatif.

Du côté du pôle animal, on remarque un espace plus ou moins triangulaire dans l'étendue duquel les grains vitellins sont plus rares. Cette région particulièrement riche en protoplasme s'étend davantage du côté antéro-dorsal.

PLANCHE XIV.

Tous les œufs, représentés sur cette planche, sont orientés de façon à tourner le pôle animal du côté de l'observateur. De plus, le côté antéro-dorsal se trouve dans tous les dessins en haut et à gauche, le côté postéro-ventral en bas et à droite.

FIGURE 1. — Œuf non segmenté, stade 1, avec la double membrane distendue.

FIGURE 2. — Passage du stade 1 au stade 2.

A. D. Côté antéro-dorsal.

P. V. Côté postéro-ventral.

G. Côté gauche.

D. Côté droit.

FIGURE 3. — Stade 2. A ce moment existent deux blastomères égaux.

FIGURE 4. — Passage du stade 2 au stade 4. L'étranglement des deux premiers blastomères est plus rapproché du côté antéro-dorsal que du côté postéro-ventral.

FIGURE 5. — Stade plus avancé du passage de 2 à 4. Première apparition de la cavité de segmentation.

FIGURE 6. — Stade 4. Deux blastomères antéro-dorsaux plus petits que les deux postéro-ventraux.

Mêmes renvois que dans la FIGURE 2. La cavité de segmentation est plus distendue qu'au stade précédent.

FIGURE 7. — Stade 8. Quatre micromères égaux deux à deux, au pôle animal ; quatre macromères égaux deux à deux, au pôle végétatif. Les deux micromères et les deux macromères plus petits, se trouvent du côté antéro-dorsal.

— Le passage de 4 à 8 n'a pas été représenté dans la série des dessins, parce que, dans la position donnée à l'œuf, on ne verrait pas de différence avec le stade 8, malgré que les quatre premiers blastomères ne soient qu'étranglés au moment du passage de 4 à 8.

FIGURE 8. — Passage du stade 8 au stade 16. L'étranglement des blastomères est plus accentué du côté antéro-dorsal que du côté postéro-ventral.

FIGURE 9. — Phase plus avancée du passage de 8 à 16. L'œuf est représenté en entier.

FIGURE 10. — Passage du stade 8 au stade 16. Les macromères sont seuls représentés, afin de mieux montrer le cheminement des blastomères qui se dirigent vers les côtés droit et gauche.

FIGURE 11. — Œuf d'*Amphioxus*, arrivé au stade 16, montrant exceptionnellement la plus grande analogie avec la figure qui, dans le mémoire de VAN BENEDEN et JULIN, représente un œuf de *Claveline*, au stade *16*.

FIGURE 12. — Œuf arrivé au stade 16, du développement normal. Œuf entier.

FIGURE 13. — Moitié inférieure du même œuf. On aperçoit très nettement les globes droits et gauches provenant de la division des macromères du stade 8.

FIGURE 14. — Moitié supérieure du même œuf. Les huit petites cellules sont disposées en deux séries, formant quatre paires. Deux paires restent près du pôle animal, les deux autres paires deviennent antéro-dorsale et postéro-ventrale.

FIGURE 15. — Passage du stade 16 au stade 32. Œuf entier.

FIGURE 16. — Moitié inférieure du même œuf. La division des blastomères est à peine indiquée extérieurement.

FIGURE 17. — Moitié supérieure du même œuf. Les blastomères sont déjà nettement étranglés.

FIGURE 18. — Phase plus avancée du passage de 16 à 32. Œuf entier.

FIGURE 19. — Moitié inférieure du même œuf. On voit clairement que les grosses cellules du pôle végétatif sont beaucoup plus avancée dans la division, du côté antéro-dorsal.

FIGURE 20. — Moitié supérieure du même œuf, montrant que les micromères antéro-dorsaux et postéro-ventraux du stade 16, changent d'orientation de façon à envoyer

leurs produits de division dans la direction des produits de division des macromères antéro-dorsaux et postéro-ventraux.

PLANCHE XV.

— Les figures 21 à 23 sont orientées comme les dessins de la planche précédente. Le pôle animal des œufs représentés est tourné vers l'observateur.

FIGURE 21. — Stade 32, œuf entier.

FIGURE 22. — Moitié inférieure, hémisphère végétatif du même œuf.

FIGURE 23. — Moitié supérieure, hémisphère animal du même œuf. L'œuf n'étaut pas exactement orienté de façon qu'on puisse le voir dans la direction de l'axe, la symétrie n'est pas si apparente qu'elle devrait l'être du côté postéro-ventral.

FIGURES 24 à 29. — Ces œufs sont observés du côté du pôle végétatif. Le côté antéro-dorsal est en haut et à gauche. le côté postéro-veutral en bas et à droite.

FIGURE 24. — Stade 32, œuf eutier.

FIGURE 25. — Moitié inférieure, hémisphère auimal du même œuf.

FIGURE 26. — Moitié supérieure, hémisphère végétatif du même œuf.

FIGURE 27. — Stade 64, moitié inférieure ou hémisphère animal. La symétrie n'est plus si apparente parce que c'est à partir de ce moment que les petites cellules du pôle animal se déplacent eu vue de la formation d'une blastula sphérique.

FIGURE 28. — Moitié supérieure ou hémisphère végétatif du même œuf. La symétrie bilatérale est eucore nettement indiquée par les quatre grandes cellules du pôle végétatif.

FIGURE 29. — Coupe optique d'une jeuue *blastula*, observée du côté du pôle végétatif et suivant la ligne des pôles. Les cellules sont en général plus petites du côté autéro-dorsal — *o* —, que du côté postéro-ventral — + —.

LES FIGURES 30 à 45 représenteut des œufs observés du côté gauche. L'orientation est eu rapport avec l'orientation dounée plus loiu aux stades de gastrulation et aux jeuues larves. Daus ces dessins :

L'extrémité antérieure est à gauche.
L'extrémité postérieure à droite.
Le côté dorsal en haut.
Le côté ventral en bas.
Le côté antéro-dorsal en haut et à gauche.
Le côté postéro-ventral en bas et à droite.
Le côté gauche est dirigé vers l'observateur.

FIGURE 30. — Œuf non segmenté, stade 1.
A. D. Côté antéro-dorsal.
P. V. Côté postéro-ventral.

FIGURE 31. — Stade 2. Deux blastomères égaux, dont l'un droit, l'autre gauche, représentant chacun la moitié de la blastula ou de la gastrula future.

FIGURE 32. — Passage du stade 2 au stade 4. L'étranglement n'est encore marqué que du côté du pôle animal, et l'échancrure est plus rapprochée du côté antéro-dorsal que du côté postéro-ventral.

FIGURE 33. — Stade plus avancé du passage de 2 à 4. L'étranglement est marqué aussi du côté du pôle végétatif, mais le sillon est plus profond du côté du pôle animal.

FIGURE 34. — Stade 4. Deux blastomères antéro-dorsaux plus petits, deux blastomères postéro-ventraux plus grands

FIGURE 35. — Passage du stade 4 au stade 8. L'étranglement des quatre premiers blastomères est beaucoup plus près du pôle animal que du pôle végétatif.

FIGURE 36. — Stade 8. Quatre grands blastomères — *Macromères* — au pôle végétatif, quatre petits blastomères — *Micromères* — au pôle animal. Mais parmi les uns comme parmi les autres, ceux qui sont du côté antéro-dorsal on un volume moindre que les postéro-ventraux.

FIGURE 37. — Passage du stade 8 au stade 16. Œuf entier.

FIGURE 38. — Moitié inférieure, côté droit du même œuf.

FIGURE 39. — Moitié supérieure, côté gauche du même œuf.
On remarque encore une fois dans ces deux dernières figures que les éléments antéro-dorsaux sont plus petits que les postéro-ventraux.

FIGURE 40. — Stade 16. Œuf entier.

FIGURE 41. — Moitié inférieure, côté droit du même œuf.

FIGURE 42. — Moitié supérieure, côté gauche du même œuf.
Les figures 41 et 42, permettent de voir aisément les huit groupes méridiens, comprenant chacun deux cellules. Chaque groupe est formé par une petite cellule — *micromère* — et une grande — *macromère* —.

FIGURE 43. — Passage du stade 16 au stade 32. Œuf entier.
FIGURE 44. — Moitié droite du même œuf.
FIGURE 45. — Moitié gauche du même œuf.
Dans les figures 44 et 45 on observe nettement le fait que les blastomères sont plus étranglés du côté antéro-dorsal que du côté postéro-ventral.

PLANCHE XVI.

— Les figures 46 à 63 représentent des œufs observés du côté gauche ; même orientation que pour les figures 30 à 45 de la planche précédente.

FIGURE 46. — Stade plus avancé du passage de 16 à 32. Œuf entier.
FIGURE 47. — Moitié droite du même œuf.
FIGURE 48. — Moitié gauche du même œuf. Pour les figures 47 et 48, même observation que pour les figures 44 et 45, planche XV.
FIGURE 49. — Stade 32.
FIGURE 50. — Moitié droite du même œuf.
FIGURE 51. — Moitié gauche du même œuf.
Les figures 50 et 51 permettent de se rendre compte de la disposition des huit rangées méridiennes qui comprennent chacune quatre cellules. Quatre de ces rangées aboutissent au pôle animal, ce sont les deux rangées gauches et les deux rangées droites ; quatre autres aboutissent au pôle végétatif, ce sont les rangées antéro-dorsales et postéro-ventrales.
FIGURE 52. — Moitié droite d'un œuf arrivé au terme du passage du stade 32 au stade 64 ; une seule cellule n'est pas encore complètement divisée. C'est l'une des deux plus grandes cellules du pôle végétatif.
FIGURE 53. — Moitié gauche du même œuf. — Une cellule n'est pas divisée complètement.
Il résulte de l'examen des figures 52 et 53 que cet œuf se trouve en réalité à un stade de 62 blastomeres.
FIGURE 54. — Moitié droite d'un œuf arrivé au stade 64.
FIGURE 55. — Moitié gauche du même œuf.
Dans ces deux figures, les grandes cellules du pôle végétatif sont bien reconnaissables.
FIGURE 56. — Passage du stade 64 au stade 128. Moitié droite.
FIGURE 57. — Moitié gauche du même œuf.
Dans ces deux figures on remarque que tous les 64 blastomères sont en voie de division. Cependant il n'y

a pas de *synchronisme vrai* ; d'une part les divisions sont plus avancées au pôle animal qu'au pôle végétatif et d'autre part le côté antéro-dorsal est en avance sur le côté postéro-ventral.

FIGURE 58. — Jeune blastula du stade 128.

FIGURE 59. — Jeune blastula du stade 256. C'est à ce moment que le blastoderme prend un caractère nettement épithélial.

FIGURE 60. — Coupe optique d'une jeune blastula examinée du côté gauche. C'est donc la partie droite qui est représentée dans le dessin. Le caractère épithélial du blastoderme est apparu relativement tôt dans cet exemplaire.

FIGURE 61. — Coupe optique d'une jeune blastula dans laquelle l'orifice, qui met la cavité de segmentation en communication avec l'extérieur, au pôle végétatif, a persisté plus tard que d'ordinaire.

FIGURE 62. — Coupe optique et moitié droite d'une blastula plus avancée.

FIGURE 63. — Coupe optique et moitié droite d'une blastula encore plus âgée.

On remarquera que dans les figures 60, 61, 62, 63, les cellules sont, d'une façon générale, plus petites du côté antéro-dorsal que du côté postéro-ventral.

— Les figures 64 à 69 représentent des œufs orientés de façon à tourner le côté postéro-ventral vers l'observateur.

FIGURE 64. — Stade 16, œuf entier.

FIGURE 65. — Moitié antéro-dorsale du même œuf.

FIGURE 66. — Moitié postéro-ventrale du même œuf. Les cellules sont plus grandes que dans l'autre moitié.

FIGURE 67. — Passage du stade 16 au stade 32. Œuf entier.

FIGURE 68. — Moitié antéro-dorsale du même œuf.

FIGURE 69. — Moitié postéro-ventrale du même œuf.

Les figures 68 et 69 montrent clairement que la division des blastomères est beaucoup plus avancée dans la région antéro-dorsale.

PLANCHE XVII.

FIGURE 70. — Stade 32. Œuf entier, vu du côté postéro-ventral.

FIGURE 71. — Moitié antéro-dorsale du même œuf.

FIGURE 72. — Moitié postéro-ventrale du même œuf.

Les figures 71 et 72 montrent que les blastomères sont d'une façon générale plus petits dans la partie antéro-dorsale.

FIGURE 73. — Passage du stade 32 au stade 64. Moitié antéro-dorsale d'un œuf observé du côté postéro-ventral : les blastomères sont déjà fortement étranglés, surtout du côté du pôle animal.

FIGURE 74. — Moitié postéro-ventrale du même œuf, montrant que la division des blastomères y est beaucoup moins prononcée.

Les figures 75 à 80 représentent des œufs observés du côté antéro-dorsal.

FIGURE 75. — Passage du stade 16 au stade 32. Œuf entier.

FIGURE 76. — Moitié inférieure ou postéro-ventrale du même œuf.

FIGURE 77. — Moitié supérieure ou antéro-dorsale du même œuf.

Dans la moitié postéro-ventrale, la division n'est presque pas indiquée extérieurement, tandis que les blastomères antéro-dorsaux sont nettement étranglés.

FIGURE 78. — Passage du stade 32 au stade 64. Œuf entier.

FIGURE 79. — Moitié inférieure ou postéro-ventrale du même œuf.

FIGURE 80. — Moitié supérieure ou antéro-dorsale du même œuf.

Les figures 79 et 80 montrent que le côté antéro-dorsal est en avance sur le côté postéro-ventral.

FIGURES 81, 82, 83. — Vues antéro-dorsales de trois œufs, à des stades successifs du passage du stade 1 au stade 2.

En 81 et 82, l'étranglement n'est marqué que du côté du pôle animal. En 83, un sillon a apparu également au pôle végétatif.

FIGURE 84. — Vue antéro-dorsale du stade 2. Deux blastomères égaux, dont un droit et un gauche.

FIGURE 85. — Vue latérale-oblique du passage du stade 4 au stade 8. — Cette figure nous montre que les blastomères antéro-dorsaux — (celui de gauche et celui d'en dessous dans le dessin) — sont plus étranglés que les blastomeres postéro-ventraux — (celui d'au dessus et de droite dans le dessin).

FIGURES 86, 87, 88. — Segmentation *atypique*.

PLANCHE XVIII.

FIGURE 1. — Coupe parallèle au plan médian d'un œuf du stade 2, au moment où commence la formation de la figure mitosique du passage de 2 à 4.

La coupe a été pratiquée suivant le grand axe de l'un des deux premiers blastomères, ceux-ci étant déjà

à ce moment un peu étirés dans la direction des deux faces antéro-dorsale (A. D. et postéro-ventrale (P. Ven.).

P. A. Pôle animal. *P. Vég.* Pôle végétatif.

On remarque dans ce blastomère une aire protoplasmique, plus développée du côté antéro-dorsal ; cette partie pauvre en grains deutoplasmiques est en quelque sorte la moitié de l'espace triangulaire que nous avons trouvé dans l'œuf fécondé, (figure 16, planche XIII).

FIGURE 2. — Coupe faite dans la même direction, à travers un des deux premiers blastomères d'un œuf un peu plus avancé, montrant le diaster, avec division des sphères attractives. On remarque de nouveau que le deutoplasme est plus abondant du côté postéro-ventral.

FIGURE 3. — Coupe passant par le grand axe d'un blastomère antéro-dorsal et par le grand axe d'un blastomère postéro-ventral, au stade de passage de 4 à 8. Le plan de la coupe forme donc un angle de 45° avec le plan médian de l'œuf. Le dessin est orienté comme l'œuf de la figure 85, planche XVII. La figure mitosique du blastomère antéro-dorsal est un peu plus avancée que celle du blastomère postéro-ventral ; dans la première la segmentation transversale du cordon chromatique est faite, dans la seconde on voit encore le stade spirème.

FIGURE 4. — Coupe parallèle à l'équateur d'un œuf arrivé au commencement du passage du stade 8 au stade 16. La coupe passe par les figures mitosiques des quatre blastomères végétatifs (*macromères*).

D. côté droit. *G.* côté gauche.

Les figures 5 à 16 représentent différents stades de l'invagination gastruléenne, observés du côté dorsal. Les embryons sont orientés de façon à diriger —, dans les dessins, — la face dorsale vers l'observateur, l'extrémité antérieure vers le haut, l'extrémité postérieure vers le bas.

A. antérieur. *P.* postérieur. *G.* gauche. *D.* droite.

FIGURE 5. Début de l'invagination, sous forme d'une encoche placée du côté antéro-dorsal.

FIGURE 6. — Encoche plus profonde.

FIGURE 7 et 8. — L'encoche s'étend vers l'arrière, principalement sur la médiane.

FIGURE 9. — Cet embryon montre nettement les deux saillies latérales au fond de la partie postérieure de l'encoche.

FIGURES 10 à 16 — Le bord antéro-dorsal recule progressivement, les bords latéraux se rapprochent de la médiane, et l'orifice d'invagination diminue de plus en plus.

Les figures 17, 18, 19, représentent trois embryons observés du côté du pôle postérieur.

FIGURE 17. — Stade correspondant à celui de la figure 13.

FIGURE 18. — Stade correspondant à celui de la figure 15.

FIGURE 19. — Stade correspondant à celui de la figure 16.
Ces trois figures montrent que pendant cette période du développement la lèvre postéro-ventrale se relève vers la face dorsale de l'embryon.

PLANCHE XIX.

Les figures 1 à 12 représentent, en coupe optique, une série d'embryons à différents stades de l'invagination gastruléenne. Tous ces embryons sont orientés de façon à diriger le globule polaire du côté où il se trouvera dans la jeune larve. Cette orientation est en rapport avec celle que nous avons donnée aux œufs non segmentés ou aux œufs en segmentation, observés du côté gauche.

FIGURES 1, 2, 3. — Aplatissement du pôle végétatif. Dans la figure 3, on remarque au bord antéro-dorsal des cellules arrondies.

FIGURE 4. — Premier indice de la dépression, au voisinage du bord antéro-dorsal.

FIGURE 5. — L'angle α que forme l'axe de l'œuf avec l'axe antéro-postérieur de la larve future.

FIGURES 6, 7, 8, 9, 10. — Images montrant l'invagination progressive avec inflexion ectoblastique au niveau de la lèvre antéro-dorsale. La cavité de segmentation reste beaucoup plus développée dans la lèvre postéro-ventrale que dans la lèvre antéro-dorsale.

FIGURE 11. — L'orifice d'invagination déjà fort rétréci. Le globule polaire est beaucoup plus éloigné de la lèvre antéro-dorsale.

FIGURE 12. — Fin de la période d'invagination gastruléenne. l'inflexion ectoblastique s'est produite également au niveau de la lèvre postéro-ventrale.

Les figures 13 à 16 représentent des coupes sagittales.

Figure 13. — Les deux lignes entrecroisées donnent l'angle α que forme l'axe de l'œuf avec celui de la larve.

Le pôle végétatif est aplati. On y remarque nettement la différence de volume entre les cellules du bord antéro-dorsal et celle du bord postéro-ventral.

Figures 14, 15, 16. — Dépression progressive de l'hémisphère végétatif, formation de l'encoche au voisinage du bord antéro-dorsal avec inflexion de petites cellules ectoblastiques.

PLANCHE XX.

Figure 1. — Coupe médiane d'un embryon chez lequel la cavité de segmentation a disparu d'une façon très précoce.

Figure 2. — Coupe parallèle au plan médian, montrant de nombreuses mitoses au niveau d'un des bords latéraux de l'orifice d'invagination.

a. portion latérale de l'archenteron, du côté droit.
s. reste de la cavité de segmentation.

Les figures 3 à 8 représentent des coupes médianes, sagittales, d'une série d'embryons, à différents moments de l'invagination gastruléenne.

Figures 3 et 4. — Ces embryons montrent des mitoses particulièrement nombreuses au niveau du bord antéro-dorsal de l'orifice d'invagination.

Figure 5. — Cette coupe montre des mitoses au niveau du bord postéro-ventral, au moment où s'y produit l'inflexion ectoblastique.

Figure 6. — Dernier vestige de la cavité de segmentation.

Figure 7. — Aplatissement de la face dorsale de l'embryon, relèvement de la lèvre postéro-ventrale.

Figure 8. — Fin de l'invagination gastruléenne. Le blastopore rétréci regarde en arrière et en haut. Le point noir — ● — marque approximativement l'extrémité antérieure de l'ébauche notochordale.

Figure 9. — Coupe sagittale, médiane, d'un embryon anormal. La cavité de segmentation est énormément développée dans la lèvre postéro-ventrale, et la cavité archentérique est réduite à une fente. Les mitoses sont particulièrement abondantes dans la lèvre antéro-dorsale. En +, une cellule en division, de la coupe voisine. Cet embryon montre une certaine analogie avec un œuf de *Cyclostome* arrivé à un stade correspondant.

FIGURE 10. — Coupe sagittale médiane d'un embryon chez lequel la lame épidermique, après chevauchement au dessus de l'ébauche du nevraxe, s'est complétée en avant de l'orifice d'invagination, alors que celui-ci communique encore directement avec l'extérieur.

bl. blastopore.

Au niveau de la lèvre postéro-ventrale on remarque deux petites cellules entrant dans la constitution de la couche interne. Nous avons considéré ces cellules comme faisant partie de la portion infléchie de l'ectoblaste.

FIGURE 11. — Coupe sagittale médiane d'un embryon chez lequel la voûte épidermique recouvre l'orifice d'invagination. Apparition du canal neurentérique, *c. n.* Mitoses nombreuses dans la zone d'accroissement.

FIGURE 12. — Coupe sagittale médiane d'un embryon anormal. L'invagination ne s'est pas produite, l'orifice du pôle végétatif est resté béant. La lèvre antéro-dorsale est plus développée que la lèvre postéro-ventrale, si l'on mesure à partir du 2d globule polaire, pris comme point fixe.

PLANCHE XXI.

FIGURE 1. — Coupe transversale pratiquée vers le milieu de la longueur d'un embryon de même âge que celui de la figure 8, planche XX. — On remarque l'aplatissement de la face dorsale, et dans la couche interne la voûte de l'archenteron présente des caracteres bien différents de ceux du plancher.

FIGURE 2. — Coupe transversale d'un embryon plus avancé ; l'ébauche du nevraxe se distingue déjà du reste de la couche externe. Les noyaux des cellules de la plaque médullaire sont plus grands que ceux des cellules épidermiques.

FIGURE 3. — Le chevauchement de l'épiderme au dessus de l'ébauche du nevraxe a commencé. Il y a une quantité de mitoses dans l'épiderme.

FIGURE 4. — Stade encore plus avancé. Les deux lèvres épidermiques se rapprochent. Les ébauches nerveuse et notochordale s'affaisent. On trouve une grande différence entre les cellules de la voûte et celles du plancher de l'archenteron.

FIGURE 5. — Dans l'ébauche du nevraxe on peut ici distinguer une partie médiane : plaque commissurale et deux parties latérales : plaques médullaires.

La plaque notochordale est nettement indiquée et les gouttières mésoblastiques sont marquées.

FIGURE 6. — Coupe transversale pratiquée vers le milieu de la longueur d'une larve chez laquelle les deux premières paires de protosomites (chronologiquement parlant) étaient indiquées. La gouttière médullaire apparaît ; l'épiderme recouvre complètement l'ébauche du nevraxe.

FIGURE 7. — Coupe transversale au niveau de la première paire de protosomites (chronologiquement) ; les cavités de ces vésicules sont reelles et très apparentes.

La gouttière médullaire est déjà profonde.

Une mitose dans l'endoblaste, indique la prolifération de cette couche en vue de compléter la paroi digestive sous l'ébauche notochordale.

FIGURE 8. — Coupe transversale vers le milieu de la longueur d'une larve à 9 paires de protosomites. Début de la formation des plaques musculaires. Les fibrilles apparaissent, en coupe, comme des points brillants, à droite et à gauche de l'ébauche notochordale.

Le tube médullaire est formé : l'ébauche notochordale est isolée, et en dessous d'elle, l'hypoblaste digestif s'est complété.

FIGURE 9. — Coupe transversale, d'une larve du même âge, dans la région d'accroissement ; cette coupe montre que la cavité des protosomites peut être déjà virtuelle avant la séparation complète des vésicules mésoblastiques.

FIGURE 10. — Coupe transversale dans la zone d'accroissement, très rapprochée de l'extrémité postérieure, à très petite distance en avant du canal neurentérique.

FIGURE 11. — Coupe transversale passant immédiatement en avant du neuropore, au niveau du point de formation de la première paire de vésicules mésoblastiques — (topographiquement) —.

FIGURE 12. — Coupe passant par la première paire de protosomites — (chronologiquement) —. La cavité de ces vésicules s'est agrandie et ces protosomites gagnent déjà vers la face ventrale en se prolongeant entre l'épiderme et l'hypoblaste digestif.

FIGURE 13. — Portion d'une coupe transversale montrant des figures mitosiques orientées parallèlement à la surface de la paroi mésoblastique des protosomites.

FIGURE 14. — Portion d'une autre coupe montrant également des mitoses parallèles à la cavité virtuelle du protosomite.

FIGURE 15. — Coupe transversale en avant du neuropore. A droite et à gauche de la notochorde, immédiatement en dessous de l'ébauche du nevraxe, on trouve l'extrémité antérieure de la première paire, — chronologiquement, — en dessous on trouve la première paire, — topographiquement parlant, — et celle-ci montre, à droite cette particularité que l'ébauche est complètement détachée de l'hypoblaste, avant que la vésicule soit close.

FIGURE 16. — Coupe de la même larve, un peu plus en arrière, au niveau de la partie antérieure des cavités de la première paire — chronologiquement —.

FIGURE 17. — Coupe transversale au niveau de la première paire — chronologiquement —, montrant la communication tardive de ces vésicules avec l'archenteron. A droite cette communication est encore réelle, à gauche on en voit seulement l'indice.

PLANCHE XXII.

FIGURE 1. — Partie postérieure d'une coupe frontale de larve d'*Amphioxus*, chez laquelle la huitième vésicule mésoblastique est au début de sa formation du côté droit, tandis que cette huitième vésicule est déjà plus différenciée à gauche.

A droite et à gauche de la notochorde, on aperçoit les ébauches des plaques musculaires; à droite jusqu'au sixième, à gauche jusqu'au septième protosomite. On observe aussi une accumulation de mitoses dans la région d'accroissement, et dans la septième vésicule mésoblastique gauche, une mitose tangentiellement placée par rapport à la cavité virtuelle.

FIGURE 2. — Coupe frontale oblique d'un stade de l'invagination gastruléenne. La coupe passe en arrière, — *en haut dans le dessin*, — par les lèvres latérales de l'orifice d'invagination. On remarque, au niveau de chacune de ces lèvres, des mitoses, et quelques petites cellules de la couche interne indiquent l'*inflexion ectoblastique*. En

avant, — *en bas dans le dessin*, — la coupe passe au niveau de la partie antérieure du plancher de l'archenteron, les cellules de la couche interne y sont très élevées et fortement chargées de deutoplasme.

FIGURE 3. — Coupe frontale d'une larve chez laquelle la sixième vésicule mésoblastique se différencie du côté gauche. Le chevauchement des parties droite et gauche est très net à partir de la 3e paire — *chronologiquement* —.

FIGURE 4. — Coupe frontale d'une larve dont la septième vésicule gauche est plus avancée que la septième de droite. On trouve des karyokinèses dans la région d'accroissement et à l'extrémité antérieure de l'ébauche notochordale.

FIGURE. 5. — Coupe frontale d'une larve chez laquelle la huitième vésicule gauche est en voie de formation.

FIGURE 6. — Coupe frontale d'une larve plus avancée, où la neuvième paire apparait.

Dans ces figures 3, 4, 5, 6, on observe nettement l'alternance, à partir de la troisième paire de vésicules mésoblastiques — *chronologiquement.*

On voit aussi que la cavité est toujours nettement indiquée dans les deux premières paires.

FIGURES 7, 8, 9. — Trois coupes frontales d'une même larve, chez laquelle la première paire — topographiquement, — était en voie de formation.

Dans la figure 7, qui est la plus dorsale, on aperçoit les prolongements antérieurs de la 1re paire chronologique.

Dans la figure 8, qui représente une coupe plus voisine de la face ventrale, on voit trois petites cavités, celle du milieu est l'extrémité antérieure de la cavité archentérique ; les deux latérales sont les diverticules mésoblastiques de la première paire topographique.

Dans la figure 9, plus rapprochée encore de la face ventrale, on voit la communication, des cavités de la première paire topographique, avec l'archenteron.

FIGURES 10 à 19. — Coupes transversales d'une même larve d'*Amphioxus*, chez laquelle la huitième paire de protosomites était en voie de formation. — chronologiquement —.

La série comprenait en tout quarante et une coupes, en allant de l'extrémité antérieure vers l'extrémité postérieure de la larve.

Figure 10, représente la 8e coupe, au niveau du point de formation de la première paire topographique.

Figure 11, représente la 11e coupe, au niveau des cavités de la première paire chronologique.

Figure 12, représente la 15e coupe, passant au niveau de la deuxième paire chronologique.

Figure 13, représente la 19e coupe, au niveau de la troisième paire de protosomites.

Figure 14, représente la 21e coupe, passant, du côté gauche, au niveau du dissépiment. La mitose indique une division cellulaire tangentielle.

Figure 15, représente la 22e coupe, intéressant la quatrième paire chronologique.

Figure 16, représente la 25e coupe, au niveau de la cinquième paire.

Figure 17, représente la 28e coupe, passant dans la sixième paire chronologigue.

Figure 18, représente la 31e coupe, au niveau de la septième paire en voie de formation, les vésicules communiquent encore avec l'archenteron, mais la cavité de la vésicule gauche est virtuelle.

Figure 19, représente la 34e coupe, montrant l'ébauche de la huitième paire, dans la zone d'accroissement.

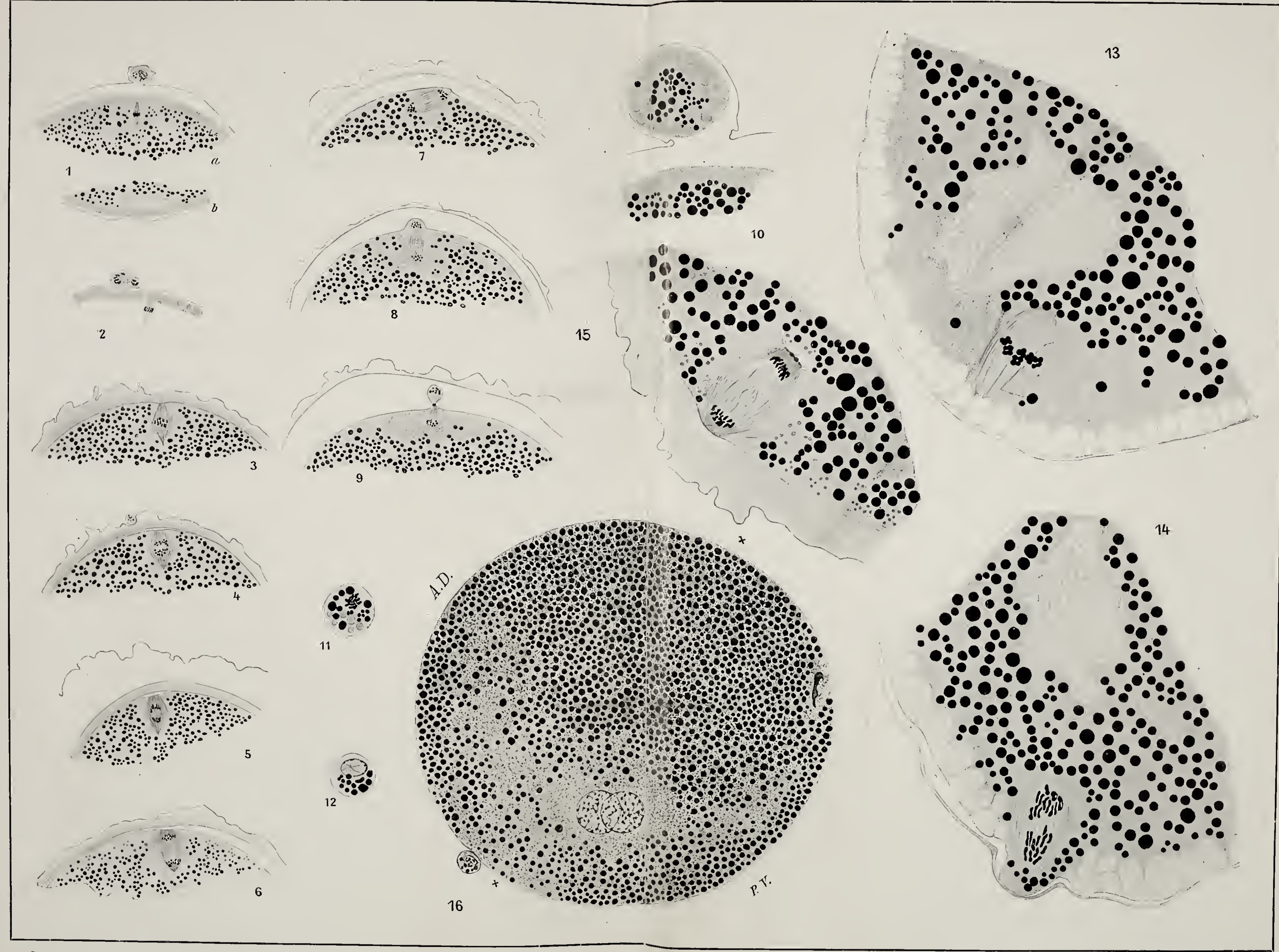
FIGURES 20 et 21. — Dans chacune de ces figures nous trouvons une mitose tangentiellement placée par rapport à la cavité du protosomite.

TABLE DES MATIÈRES

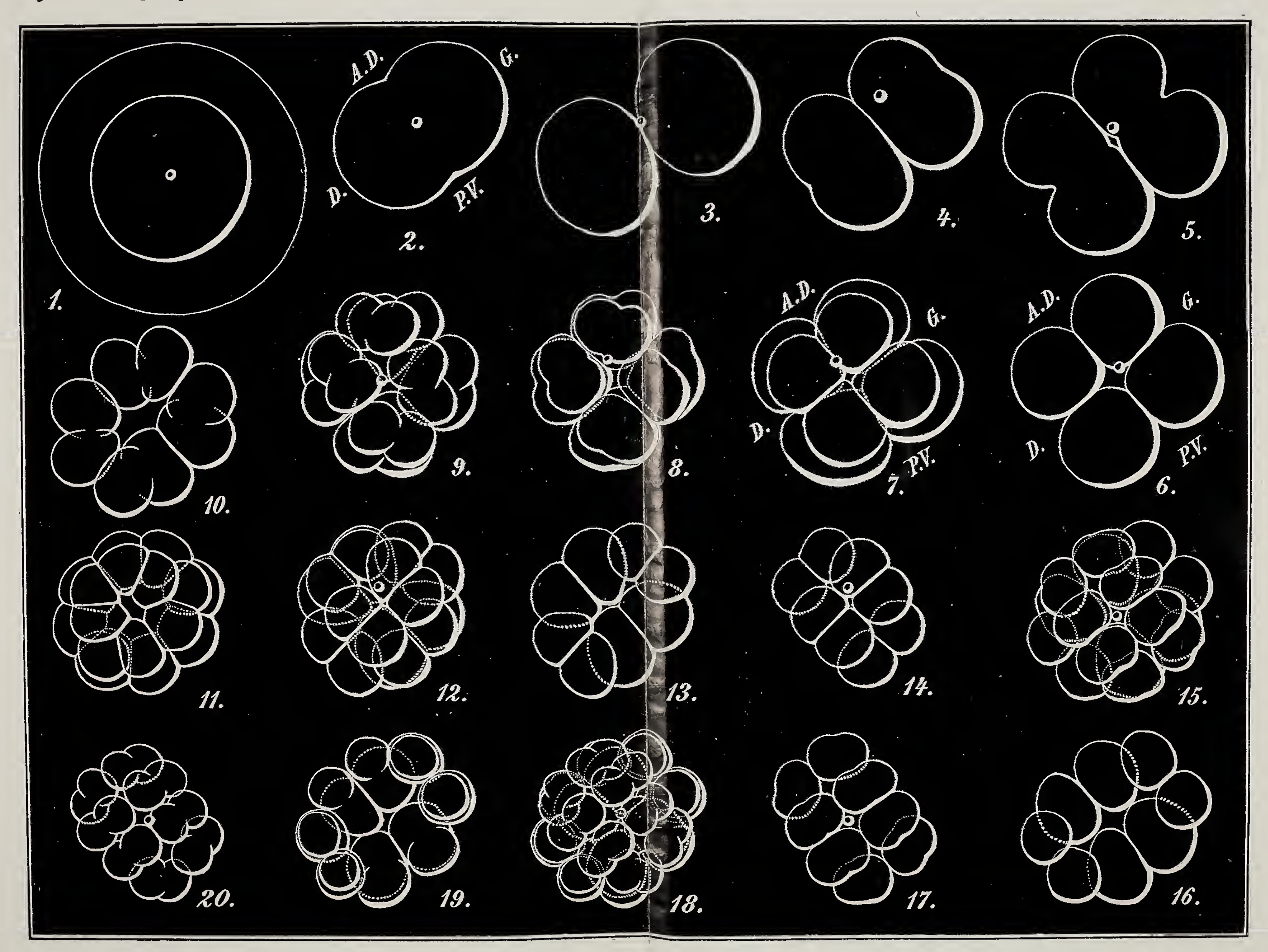


Paul Cerfontaine ad nat. del.

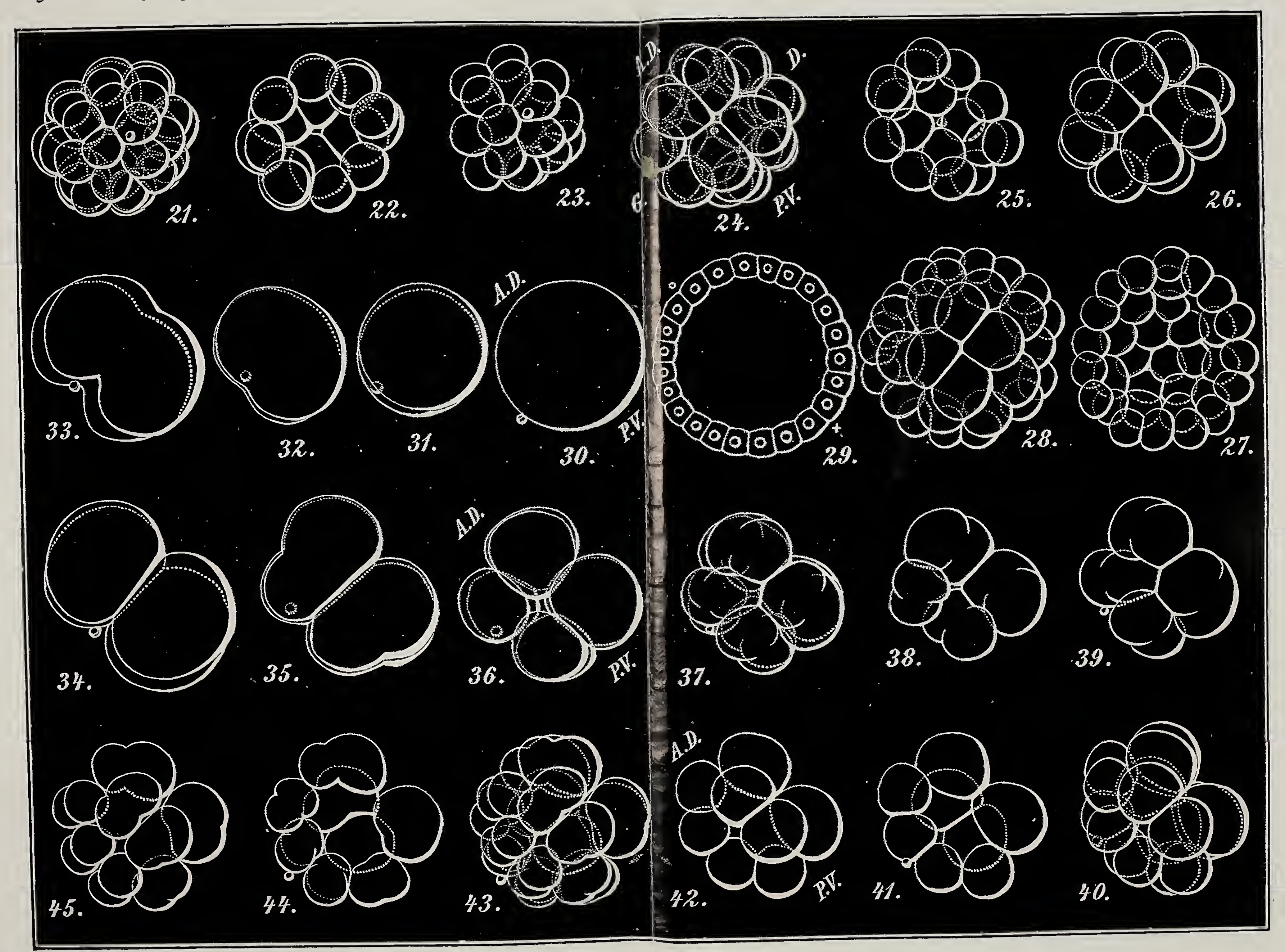




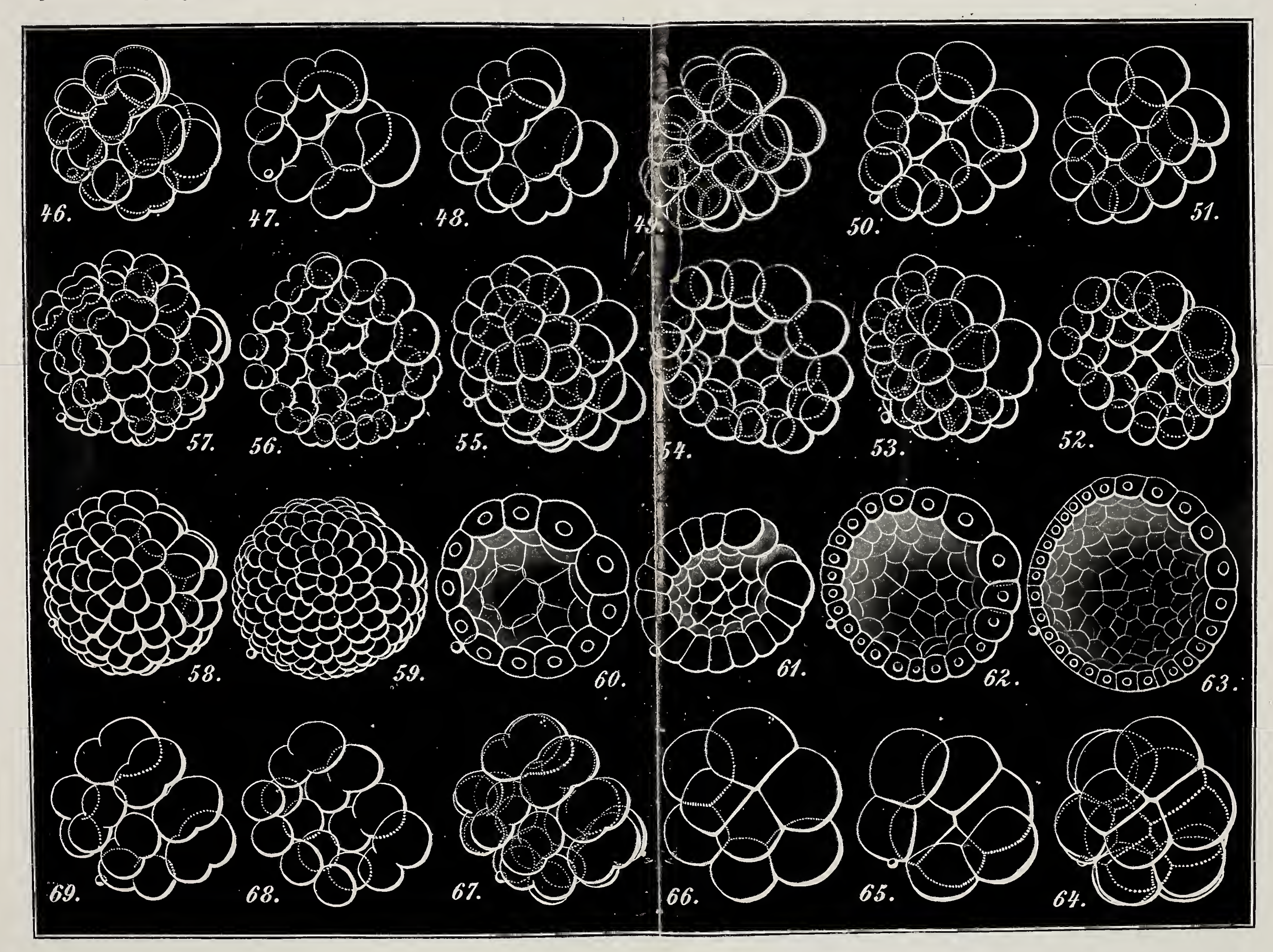
Paul Cerfontaine ad nat. del.



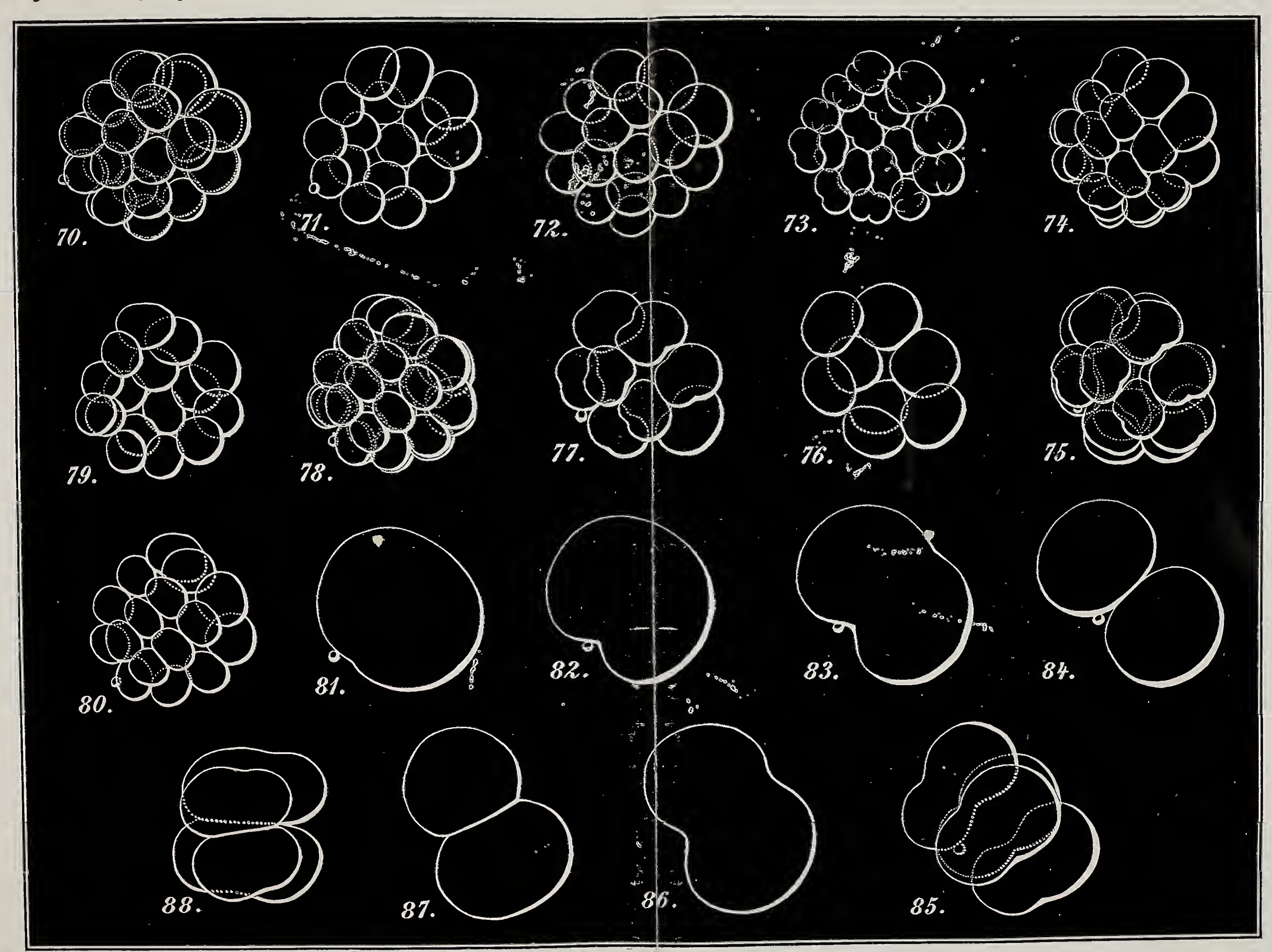
Paul Cerfontaine ad nat. del.



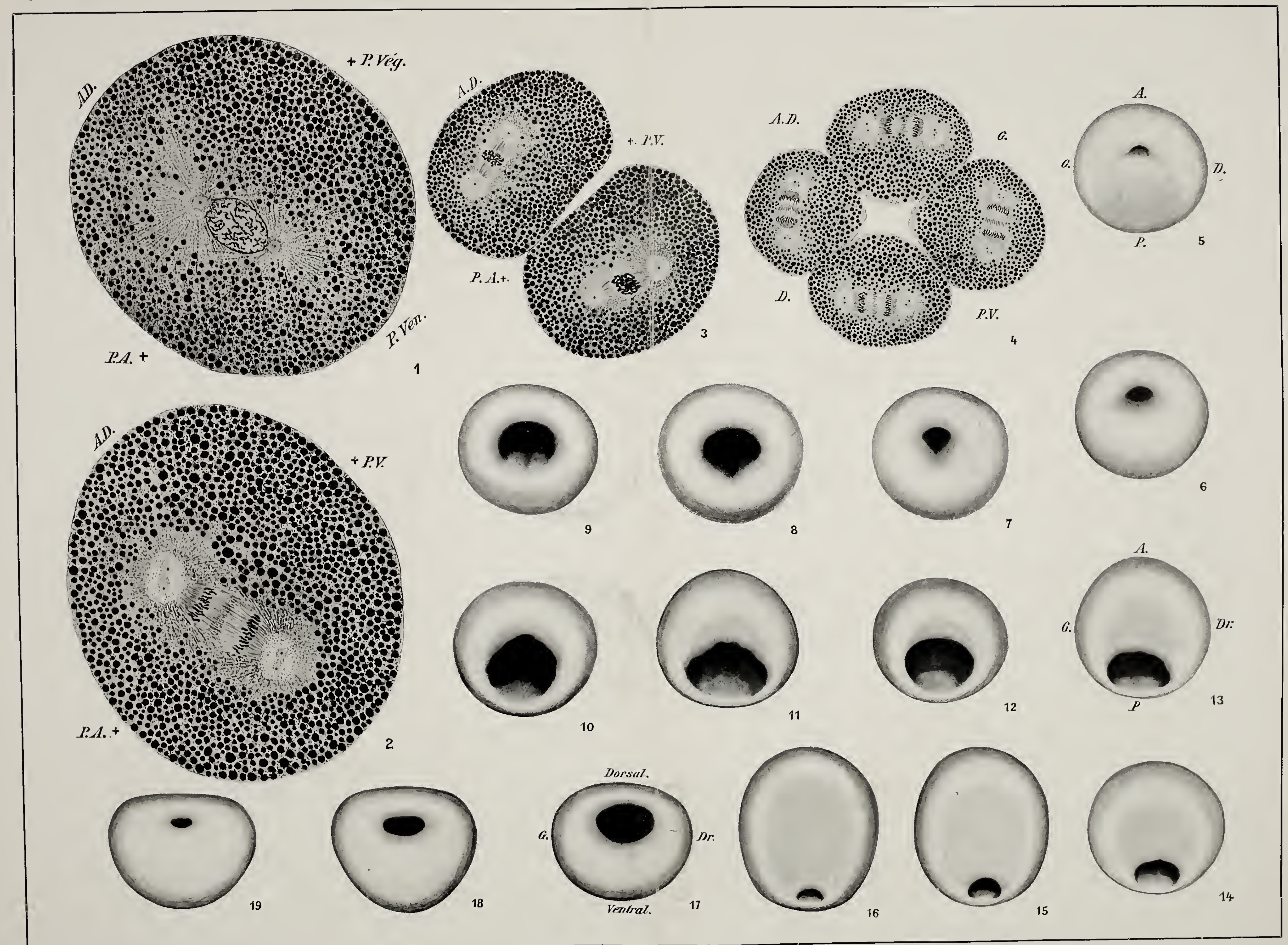
Paul Cerfontaine ad nat. del.



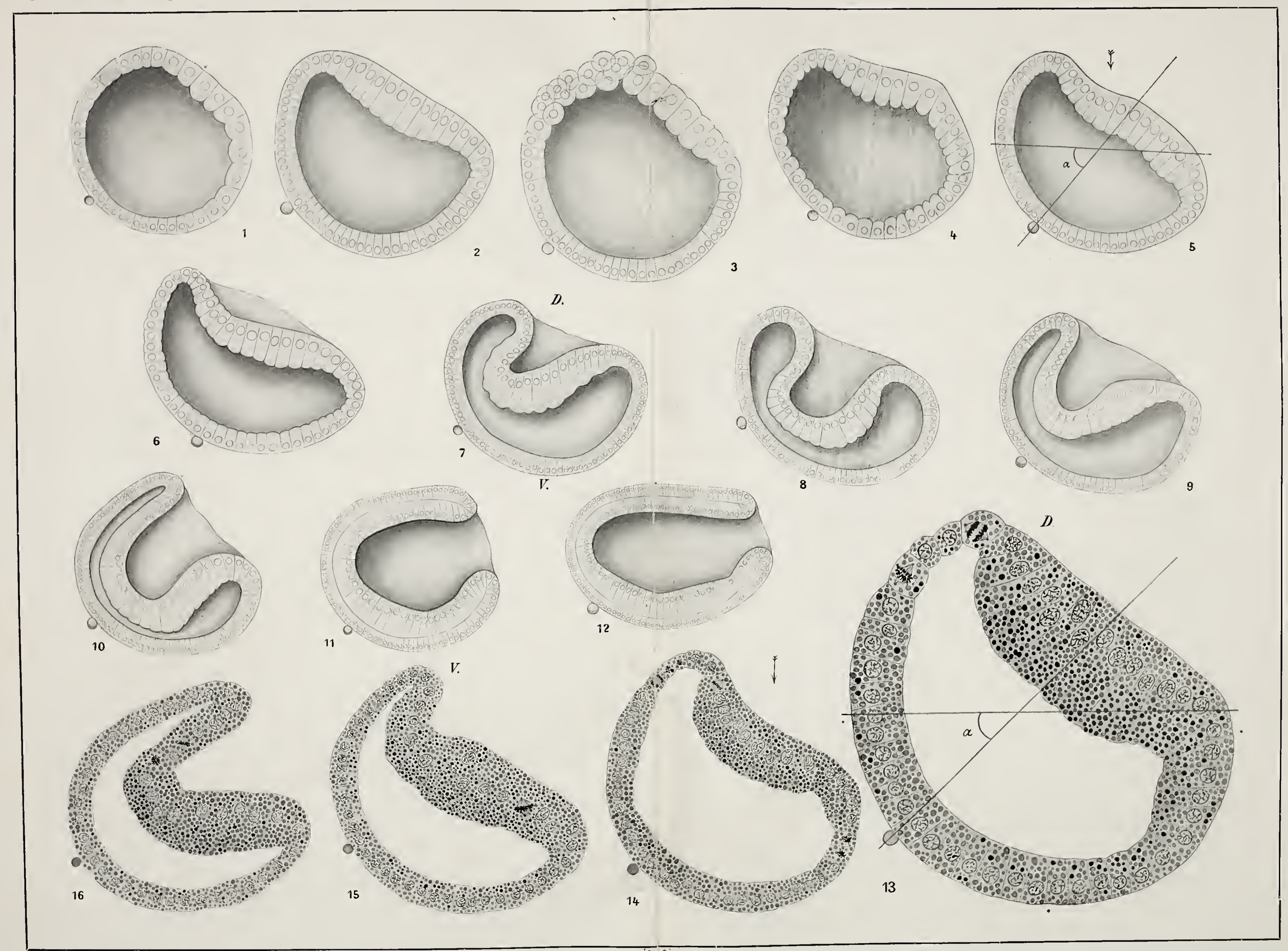
Paul Cerfontaine ad nat. del.



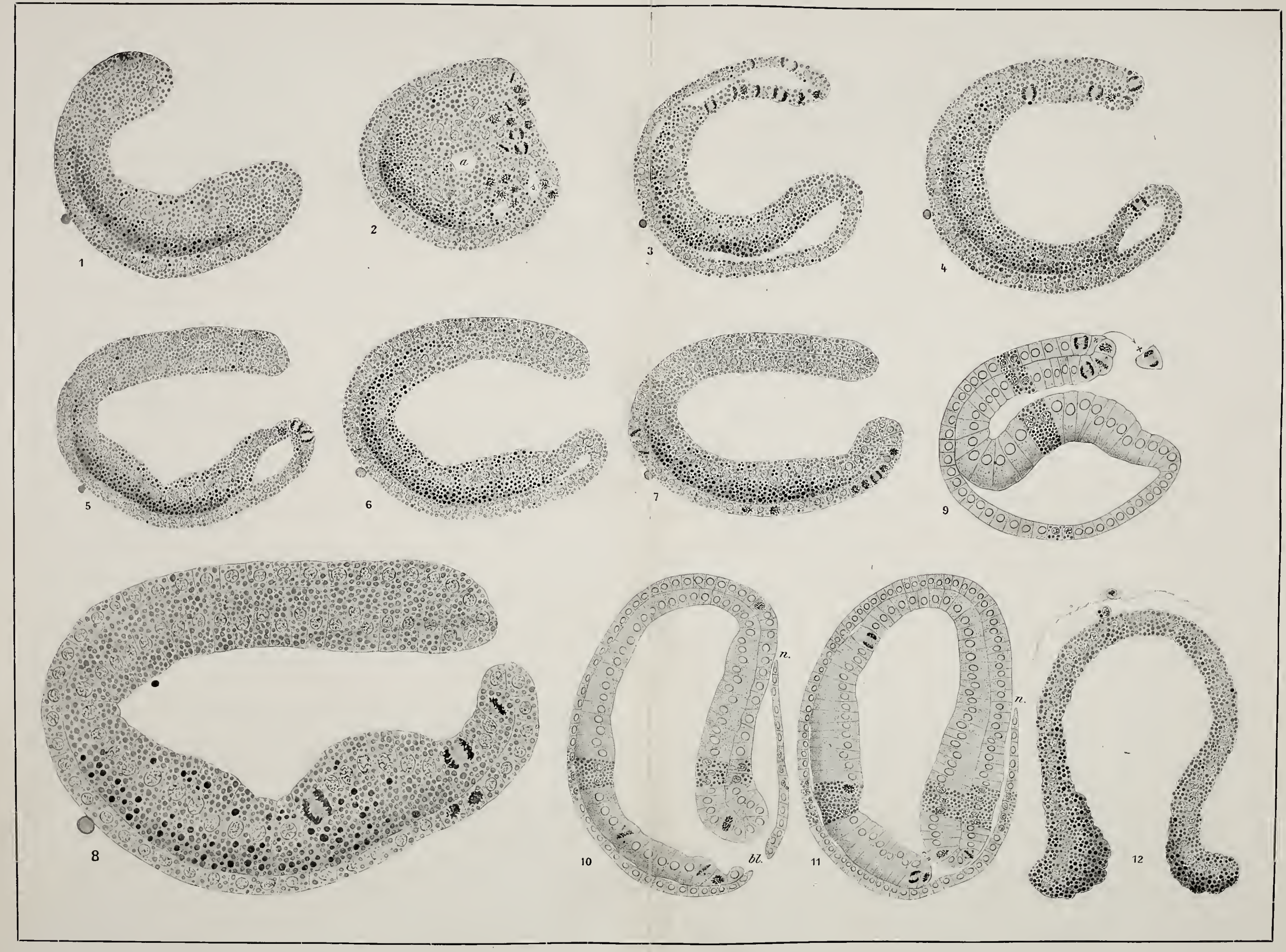
Paul Cerfontaine ad nat. del.



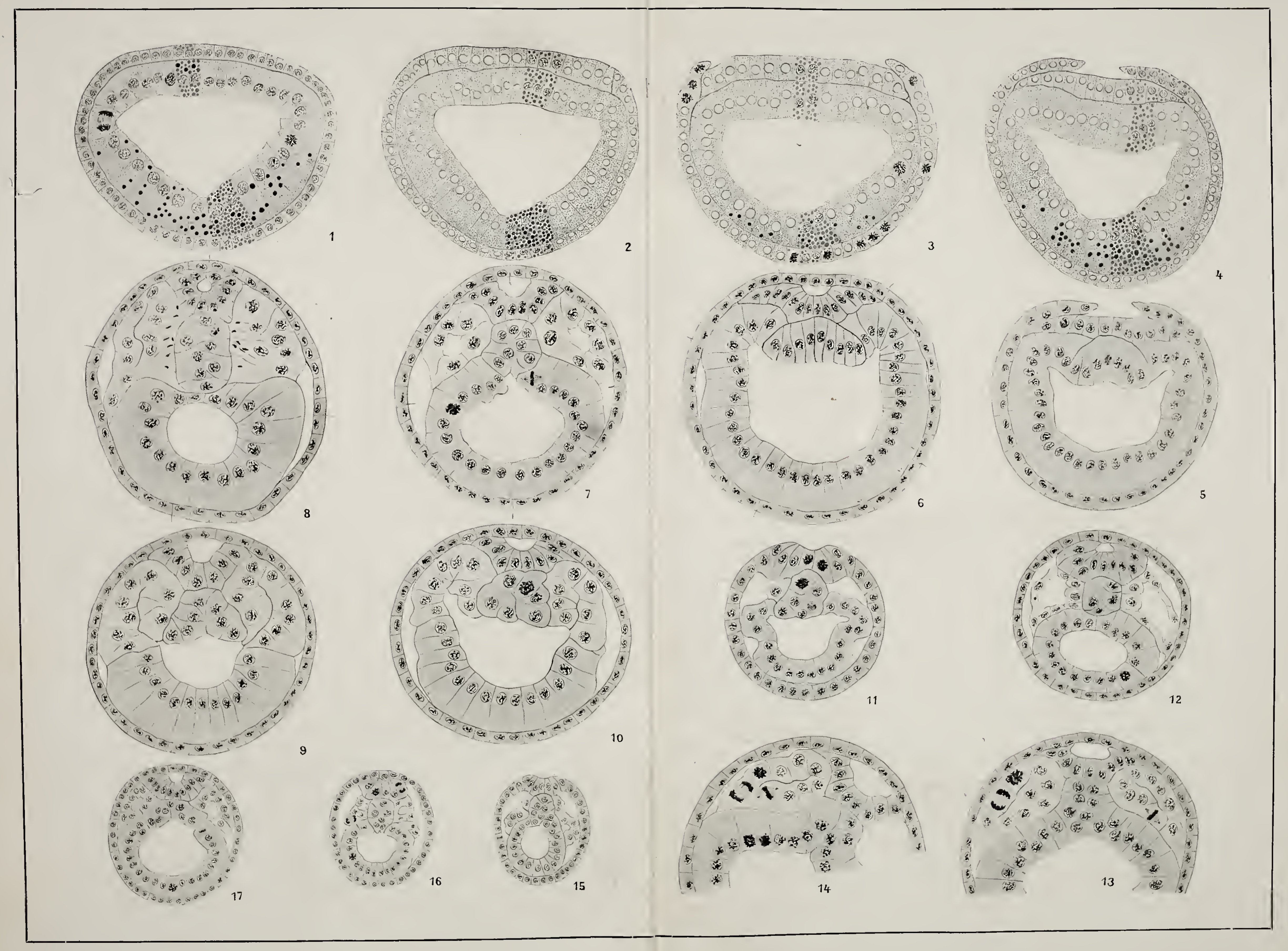
Paul Cerfontaine ad nat. del.



Paul Cerfontaine ad nat. del.



Paul Cerfontaine ad nat. del.



Paul Cerfontaine ad nat. del.



Paul Cerfontaine ad nat. del.



Date Due

~~MAR 31 1991~~	

